

SÉRIE A, n° 286

N° D'ORDRE : 310

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

M^{lle} Dzung Tsing WANG

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'Étude des Ustilaginées (Cytologie du parasite et pathologie de la cellule hôte).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 JUIN 1934 1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P. A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

M^{lle} Dzung Tsing WANG

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'Étude des Ustilaginées (Cytologie du parasite et pathologie de la cellule hôte).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P. A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	E. GOURSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	EMILE PICARD.	PÉCHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET. T	Electrotechnique générale.	G. BRUHAT.	Physique.
G. BERTRAND. . . T	Chimie biologique.	E. DARMOIS. . . .	Physique.
M ^{me} P. CURIE. . . T	Physique générale et radio-activité.	A. DEBIERNE. . . .	Radioactivité.
M. CAULLERY. . . T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR. T	Physique (P. C. N.).
G. URBAIN. T	Chimie générale.	L. DUNOYER.	Optique appliquée.
Emile BOREL. . . . T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND T	Botanique (P. C. N.)
L. MARCHIS. T	Aviation.	M. JAVILLIER. . . .	Chimie biologique.
Jean PERRIN. . . . T	Chimie physique.	L. JOLEAUD.	Paléontologie.
H. ABRAHAM. . . . T	Physique.	ROBERT-LÉVY. . . .	Zoologie.
E. CARTAN. T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON.	Chimie physique.
M. MOLLIARD. . . . T	Physiologie végétale.	F. PICARD.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE. . . . T	Physiologie générale.	Henri VILLAT. . . . T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT. T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB. T	Géologie.
A. COTTON. T	Physique.	P. PASCAL. T	Chimie minérale.
J. DRACH. T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET. T	Calcul différentiel et calcul intégral.
Charles FABRY. . . T	Physique.	E. ESCLANGON. . . . T	Astronomie.
Charles PÉREZ. . . T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
Léon BERTRAND. . T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN. T	Mécanique physique et expérimentale.
E. BLAISE. T	Chimie organique.	FOCH.	Mécanique expérimentale des fluides.
R. LESPIEAU. . . . T	Théories chimiques.	PAUTHENIER.	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER. T	Physiologie comparée.	De BROGLIE. T	Théories physiques.
E. RABAUD. T	Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN.	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD T	Botanique.	P. JOB.	Chimie générale.
V. AUGER. T	Chimie appliquée.	LABROUSTE.	Physique du Globe.
M. GUICHARD. . . .	Chimie minérale.	PRENANT.	Zoologie.
Paul MONTEL. . . . T	Mécanique rationnelle.	VILLEY.	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT. . T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM. . T	Botanique.	COMBES.	Botanique (P. C. N.).
O. DUBOSCQ. . . . T	Biologie maritime.	GARNIER.	Mécanique rationnelle.
G. JULIA. T	Mécanique analytique.	PÈRES.	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN. . . . T	Minéralogie.	HACKSPILL.	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.	LAUGIER.	Physiologie générale.
H. BÉNARD. T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD. T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD. T	Hautes températures.
Eugène BLOCH. . . T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.	Mathématiques.
		GAULT.	Chimie (P. C. N.).
		CROZE.	Physique.
		DUPONT.	Chimie (P. C. N.).
		LANQUINE.	Géologie.

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.

Contribution à l'étude des Ustilaginées

(Cytologie du parasite et pathologie de la cellule hôte)

par Mlle Dzung Tsing WANG

INTRODUCTION

DE BARY [37] supposait que l'anastomose cellulaire chez les Ustilaginées représentait probablement un processus sexuel réduit; BREFFELD [14] rejeta résolument cette interprétation, en admettant l'absence complète de reproduction sexuelle dans ce groupe de champignons.

Devant cette controverse importante, P.-A. DANGEARD [26] a entrepris pour la première fois, l'étude de l'évolution nucléaire dans ces cryptogames et a découvert la fusion nucléaire dans les jeunes chlamydospores, phénomène essentiel de la fécondation.

L'introduction de la notion d'hétérothallisme dans l'étude de ces champignons semble modifier plus ou moins cette conception de la sexualité.

Lorsque nous entrâmes, il y a déjà plusieurs années, dans son laboratoire, M. le Professeur P.-A. DANGEARD, nous engagea à reprendre l'étude des Ustilaginées.

Dans ce travail, nous avons suivi l'évolution nucléaire de nos espèces pour savoir si l'anastomose cellulaire a, ou non, une signification sexuelle, ou bien, si seule la caryogamie intracellulaire dans les jeunes spores représente l'acte sexuel.

Nous avons également étudié les autres constituants cellulaires dans un certain nombre d'espèces. Les rapports

qui s'établissent entre le parasite et la plante hôtalière ont été déterminés dans les cas où nous avons pu nous procurer des échantillons de la plante parasitée.

Nous donnerons tout d'abord quelques renseignements sur la technique employée.

Nous exposerons ensuite nos observations personnelles sur les espèces étudiées. Nous indiquerons dans chaque espèce le mode de germination des chlamydospores, le développement du champignon en culture artificielle, les caractères morphologiques du mycélium dans les tissus de la plante hôtalière, la formation des chlamydospores, le comportement nucléaire à tous les stades de développement, les caractères cytologiques du parasite, et les modifications pathologiques que présentent les cellules de l'hôte.

Enfin, nous soulignerons dans une dernière partie les principaux résultats de ces observations.

Avant de clore cette courte introduction, nous tenons à exprimer toute la reconnaissance que nous devons à M. le Professeur P.-A. DANGEARD pour l'intérêt qu'il n'a cessé de nous témoigner et les précieux conseils qu'il nous a prodigués avec une bienveillance inlassable.

Nous remercions vivement M. E. FOEX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale de Versailles, et M. G. ARNAUD, Directeur-adjoint, qui nous ont donné tant de fois des renseignements utiles et du matériel d'étude et qui nous ont permis de travailler dans leur bibliothèque et leur laboratoire.

Nous prions M. le Professeur F. MOREAU, et M^{me} MOREAU, Assistante, de vouloir bien accepter nos remerciements sincères pour leur aimable hospitalité à la Station biologique de Besse-en-Chandesse.

Nos sentiments de gratitude vont également à ceux qui contribuèrent à nous procurer le matériel qui nous a servi dans nos recherches : ce sont M^{lle} T. RAYSS, Chef du Laboratoire de Pathologie à l'Institut des Recherches agrono-

miques de Bucarest ; M. le D^r George M. REED, du Brooklyn Botanic Garden ; M. R. HEIM, Sous-Directeur du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris ; M. S. BUCHET, Assistant à la Sorbonne ; et M. F. M. CHU, Pathologiste de Hangchow.

Enfin, nous remercions nos camarades du Laboratoire, qui nous ont fait profiter maintes fois de leur expérience, et nous ont aidé à la correction du manuscrit de ce mémoire.

TECHNIQUE

Nous donnerons d'abord quelques indications sur la culture de nos champignons. Selon le but poursuivi, nous avons employé des milieux liquides ou solides. Les premiers ont été utilisés dans les cultures en cellules Van Tieghem où l'on peut suivre facilement la germination des chlamydospores et les premiers stades du développement. Les milieux solides sont toujours préférables pour les cultures en tubes à essai qui peuvent durer beaucoup plus longtemps.

Les liquides employés ont été les suivants :

1. L'eau ordinaire.
2. Milieu de Pétri :

Ca(NO ³) ²	0,40 gr.
KH ² PO ⁴	0,15 gr.
MgSO ⁴	0,15 gr.
NaCl.....	0,06 gr.
Saccharose.....	20,00 gr.
Agar-agar.....	10-20 gr.
Eau distillée.....	1.000 cm ³

3. Bouillon de pruneaux : on prépare d'abord une décoction concentrée en laissant bouillir 100 grammes de pruneaux dans 200 cm³ d'eau pendant une heure. On exprime et filtre le liquide obtenu. Il doit être dilué à 2 % pour servir de milieu liquide.

4. Moût de bière non-houblonné : on peut s'en procurer dans une brasserie et, pour l'utiliser comme milieu liquide, on le dilue également à 2 %.

Les milieux solides ont été préparés simplement avec les deux derniers liquides, dilués à 5 %, et additionnés de gélose à raison de 1,5 %.

Le milieu le plus employé a été celui à base de moût de bière, à l'état liquide ou solide.

La stérilisation se fait à l'autoclave à 120° C. pendant un quart d'heure.

Les cultures ont été conservées à la température du laboratoire variant entre 18° et 22° C.

OBSERVATIONS VITALES ET POST-VITALES.

Le vacuome a été étudié sur le vivant par la méthode des colorations vitales. Le rouge neutre nous a paru être le meilleur colorant et a été le plus employé ; nous nous sommes servi aussi du bleu de crésyl, nous n'avons pas réussi à colorer les cytosomes sur le vivant par le vert Janus, ou le violet de Dahlia.

Pour mettre en évidence les lipides, nous avons fait agir de l'acide osmique à 1 % sur du matériel frais.

FIXATION.

Nous avons employé les fixateurs de Bouin, de Bouin Hollande, de Nawaschin, de Regaud, de Flemming faible. Le Bouin, le Nawaschin, et le Regaud ont été nos fixateurs de choix ; les autres ne nous ont pas donné des résultats aussi satisfaisants. Voici les formules employées :

Liquide de Bouin :

Acide picrique à saturation	15 parties
Formol commercial à 40 %	5 —
Acide acétique cristallisable	1 —

Liquide de Nawaschin :

Acide chromique à 1 %	10 —
Formol commercial à 40 %	4 —
Acide acétique cristallisable	1 —

Liquide de Regaud :

Bichromate de potasse à 3%	4 parties
Formol commercial à 40%	1 —

Les deux premiers liquides sont de bons fixateurs nucléaires et le dernier est excellent pour l'étude des éléments cytoplasmiques.

Les cultures en goutte pendante dans les cellules Van Tieghem ont été fixées sur les lamelles mêmes. On doit d'abord laisser s'évaporer une partie du milieu liquide, s'il y en a trop. Puis, on fait arriver, à l'aide d'une pipette, sur la lamelle, quelques gouttes de fixateur. Sauf avec le Regaud, la fixation est extemporanée. Après évaporation de l'excès du liquide, le matériel adhère suffisamment au verre, et on peut procéder de suite au lavage et à la coloration. La fixation au Regaud demande un séjour de 24 heures dans le fixateur. La postchromisation à froid dans le bichromate de potasse en solution aqueuse à 3% doit durer 3 ou 4 jours.

Pour la fixation des cultures en tubes à essai, on procède de la même manière que précédemment, en étalant un petit fragment de matériel sur une lame porte-objet où l'on a déposé au préalable une légère couche d'eau albuminée pour assurer l'adhésion du matériel.

Les organes parasités des plantes hospitalières ont été fixés suivant les procédés ordinaires. Avec les liquides de Bouin et de Nawaschin, la durée de fixation varie de 1 h. à 48 heures selon les échantillons, en utilisant toujours le vide relatif produit par la trompe à eau pour obtenir une pénétration aussi rapide que possible. Avec le Regaud, nous avons toujours laissé les objets dans le fixateur pendant une semaine en renouvelant tous les deux jours le liquide. La postchromisation durerait trois semaines.

INCLUSION ET COLORATION.

La durée de la déshydratation et de l'inclusion varie largement selon les tissus traités. En principe, le séjour dans l'alcool absolu, renouvelé trois ou quatre fois, a été de 5 heures au maximum ; et celui dans la paraffine à 55°-57° C., également renouvelée trois ou quatre fois, a été de 4 à 12 heures et peut être prolongé sans inconvénient.

Nos préparations ont toujours été colorées à l'hématoxyline de Heidenhain à 1 % après mordantage à l'alun double de fer et d'ammoniaque à 4 %.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Leitz, avec la combinaison optique 1/12 et 15 × de Leitz pour les figures 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, dans le texte et les planches XLIII, XLV, XLVII, L, hors texte, avec la combinaison 1/12 de Leitz et 10 × de Zeiss pour toutes les autres, excepté la figure 1 de la planche XLIX, qui a été exécutée avec l'objectif 3 et l'oculaire 1.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DES ESPÈCES

FAMILLE DES *USTILAGINACEAE* SCHRÖT.

I. — Genre *Ustilago* Rouss.

C'est le genre le plus vaste de la famille des Ustilaginaceae. Il comprend des espèces de Charbons à chlamydospores simples, produites irrégulièrement à l'intérieur des hyphes fertiles renflées et gélatinisées. A la maturité, les chlamydospores forment une masse noire pulvérulente. Leur germination donne un promycélium cloisonné qui produit des sporidies latérales et terminales. Elles peuvent se multiplier par bourgeonnement à la manière des levures ou germer en donnant des hyphes d'infection.

Six espèces ont été étudiées.

1. *Ustilago Avenae* (Pers.) Jens.

Cette espèce de Charbon est très commune sur l'Avoine. Les panicules charbonnées dont la première apparition coïncide avec l'épiage, sont plus serrées, mais leurs axes secondaires sont moins écartés qu'à l'état normal. Tantôt tous les épillets de la panicule sont charbonnés, tantôt quelques-uns seulement sont atteints ; les autres, surtout ceux du sommet, restent sains. Les épillets totalement détruits, qui prennent une forme arrondie, sont transformés en une seule masse homogène, uniquement formée de spores ; les épillets partiellement atteints conservent mieux

leur aspect normal ; leur partie inférieure seule est remplie d'une poussière noire.

La propagation des spores se fait depuis la floraison jusqu'à la maturité de l'Avoine.

Nos épis charbonnés ont été récoltés à la Station centrale de Pathologie végétale de Versailles. Les ensemencements nous ont donné des germinations très abondantes.

A. — Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

La chlamydospore est globuleuse et présente une membrane double constituée par deux couches distinctes : l'endospore et l'exospore. L'endospore est mince et hyaline ; l'exospore est épaisse, noirâtre et finement échinulée. A cause de l'épaisseur et de la couleur de la membrane, il est difficile d'observer l'intérieur de la spore. Après fixation et coloration, la membrane est en général fortement colorée et le contenu de la spore se montre également très chromophile. Dans ces conditions, on ne peut guère distinguer la structure interne de la spore. Ce n'est que dans les préparations suffisamment différenciées, qu'on arrive à faire des observations cytologiques dans les spores.

Le noyau double, souvent situé au centre de la spore, est assez gros et entouré par un protoplasme homogène en apparence (Pl. XLIII, Fig. 1), ou renfermant quelques vacuoles. Le nucléole est toujours fortement coloré. La substance chromatique se présente parfois en petits granules ou en corpuscules plus gros (Pl. XLIII, Fig. 1), mais, en général, elle paraît exister à l'état diffus dans le nucléoplasme qui prend une teinte grisâtre homogène.

Le comportement nucléaire est très variable au cours du développement du promycélium. Dans certains cas, lorsque la spore germe, le noyau double passe dans le

promycélium et s'y divise pour la première fois (Pl. XLIII, Fig. 4). Une cloison se forme ensuite entre les deux noyaux-fils en donnant ainsi deux cellules dont chacune renferme un noyau (Pl. XLIII, Fig. 5). Ces deux noyaux subissent bientôt, à leur tour, une deuxième division accompagnée de bipartition cellulaire d'où résultent quatre articles uninucléés (Pl. XLIII, Fig. 7, 13). Ils peuvent se diviser simultanément ou l'un après l'autre. C'est ainsi qu'on peut trouver des promycéliums à trois articles uninucléés et d'autres avec deux noyaux constitués et un troisième en voie de division (Pl. XLIII, Fig. 6).

Dans d'autres cas, la première division du noyau double se fait dans la spore, avant ou après la production du tube promycélien (Pl. XLIII, Fig. 2, 3). Généralement, l'un des deux noyaux-fils passe dans ce dernier et y effectue la deuxième mitose, alors que l'autre reste pendant quelque temps dans la spore et s'y divise pour la seconde fois. Les deux mitoses des deux noyaux-fils peuvent être simultanées ou successives, sans régularité. La formation des cloisons ne paraît pas directement liée aux divisions nucléaires, mais elles s'établissent généralement de façon à donner quatre articles dont chacun renferme un noyau. L'article inférieur du promycélium étant en communication avec la spore, son noyau peut rester plus ou moins longtemps dans la spore et passer finalement dans le tube promycélien (Pl. XLIII, Fig. 7). Parfois, on trouve des promycéliums adultes à trois articles (Pl. XLIII, Fig. 15).

La germination peut donner, dans d'autres cas, deux tubes promycéliens disposés irrégulièrement. Le noyau double se divise dans la spore, avant ou après la production des tubes dans lesquels passent, séparément, les deux noyaux-fils (Pl. XLIII, Fig. 10). Ceux-ci entrent en division, plus ou moins tôt, simultanément ou successivement, dans leur rameau respectif qui se cloisonne ensuite en deux cellules uninucléées. Lorsque l'un des deux noyaux-fils de la première division passe dans l'un des deux rameaux

promycéliens et y effectue la deuxième division, l'autre noyau peut rester pendant quelque temps dans la spore et s'y diviser pour la seconde fois; ses noyaux-fils passent plus tard dans l'autre tube promycélien (Pl. XLIII, Fig. 11).

La division nucléaire se fait par mitose typique. A la prophase et à la métaphase de la première division du noyau double, on voit souvent quatre corpuscules chromatiques, arrondis ou plus ou moins allongés, qui représentent vraisemblablement quatre chromosomes (Pl. XLIII, Fig. 2), comme KHARBUSH l'a indiqué [70]. Ils se séparent, à l'anaphase, en deux groupes de deux, dont chacun se dirige vers un pôle du fuseau achromatique (Pl. XLIII, Fig. 3). Les centrosomes et les fibrilles du fuseau peuvent être visibles dans quelques divisions nucléaires. Il n'y a que deux chromosomes dans chacun des deux noyaux-fils. La réduction chromatique se fait donc lors de la première division du noyau double. HÜTTIG [68] a trouvé que la température optimum de germination des chlamydospores de ce champignon est de 22°-25° C. et qu'à 25° C., la réduction chromatique a lieu, dans la plupart des cas, à la première division du noyau double. L'auteur a compté deux chromosomes dans le noyau haploïde. Nos cultures ont été conservées à la température du laboratoire, aux environs de 20° C.

Dans le promycélium, les noyaux haploïdes ne se colorent pas toujours de la même manière par l'hématoxyline. Ils sont parfois vésiculeux, avec un petit nucléole fortement coloré situé dans une cavité nucléaire parfaitement hyaline (Pl. XLIII, Fig. 6); d'autres fois, la substance chromatique forme de petits granules, des corpuscules plus gros, ou un réseau très fin (Pl. XLIII, Fig. 10, 12, 17, 18); ou bien, elle est à l'état diffus dans le nucléoplasme qui prend une teinte grise homogène plus ou moins foncée. Le noyau est entouré d'une membrane extrêmement fine mais bien nette. Parfois, le noyau se présente en un seul gros corpuscule sphérique coloré en noir foncé (Pl. XLIII, Fig. 7,

8, 11) ; parfois, il est entouré d'une zone annulaire claire. La membrane nucléaire n'est pas visible et le contour du noyau peut être flou. Parfois, le noyau a un contour irrégulier, étoilé (Pl. XLIII, Fig. 7).

A la maturité du promycélium, chacun de ses articles peut produire latéralement ou terminalement, une sporidie primaire (Pl. XLIII, Fig. 15). Le noyau se divise et l'un des deux noyaux-fils passe dans la jeune sporidie. Celle-ci peut se multiplier par bourgeonnement à la manière des levûres, avant ou après sa mise en liberté (Pl. XLIII, Fig. 19).

Cultivé dans le milieu de Pétri, le promycélium ne donne généralement pas de sporidies primaires, mais il produit un petit thalle ramifié dont les articles latéraux se détachent facilement et correspondent aux sporidies secondaires. Dans un milieu liquide ou solide à base de moût de bière, il y a, le plus souvent, formation de sporidies primaires, rarement ramification du promycélium. Le promycélium adulte peut se détacher de la spore, et ses articles peuvent également se dissocier.

Dans certains cas, les promycéliums adultes ne produisent aucune sporidie, mais ils forment des anastomoses variées. Celles-ci peuvent se faire entre deux cellules superposées d'un même promycélium (Pl. XLIII, Fig. 12, 13, 14), entre deux cellules appartenant à deux promycéliums différents (Pl. XLIII, Fig. 17, 18), entre une cellule promycélienne et une sporidie (Pl. XLIII, Fig. 16), ou entre deux sporidies (Pl. XLIII, Fig. 19).

Quand une anastomose va se faire entre deux cellules superposées d'un même promycélium, il se produit, au niveau de la cloison interposée, un renflement du filament, puis il se forme, entre la membrane du filament et la cloison transversale, une petite ouverture faisant communiquer les deux cellules voisines (Pl. XLIII, Fig. 12). Souvent le noyau et le protoplasme de l'une des deux cellules anastomosées passent dans l'autre cellule, en donnant ainsi un

article binucléé à protoplasme dense et un article presque complètement vide qui se rétrécit bientôt (Pl. XLIII, Fig. 14). Dans d'autres cas, le petit renflement qui constitue une anse d'anastomose au niveau de la cloison transversale, s'allonge en un rameau plus ou moins long dans lequel passent les noyaux des deux cellules anastomosées (Pl. XLIII, Fig. 12, 13). Leur protoplasme s'y déverse également en laissant derrière lui deux articles vides.

Dans les anastomoses entre deux cellules appartenant à deux promycéliums différents, il s'établit entre ces deux cellules un pont de communication plus ou moins long. Tantôt le noyau et le protoplasme de l'une des deux cellules anastomosées passent, par le tube de jonction, dans l'autre cellule (Pl. XLIII, Fig. 17), tantôt les noyaux des deux cellules, accompagnés de leur protoplasme, passent dans le tube de communication (Pl. XLIII, Fig. 18). Les promycéliums anastomosés peuvent être encore attachés aux spores ou déjà détachés.

Les anastomoses entre une cellule promycélienne et une sporidie, ou entre deux sporidies, se font également grâce à la formation d'un petit tube de communication qui relie les deux cellules (Pl. XLIII, Fig. 16, 19). Généralement, le contenu de l'une des deux cellules, noyau et protoplasme, se déverse dans l'autre par le canal de jonction.

Parfois, nous avons observé, dans certains filaments promycéliens, deux articles binucléés, alors que les deux autres articles sont dépourvus de noyau, sans que l'on y trouve la moindre trace d'anastomose (Pl. XLIII, Fig. 9). Nous pensons que cet aspect particulier résulte du fait que les noyaux-fils de la deuxième division ne se sont pas suffisamment éloignés l'un de l'autre dans chaque article, et que, par conséquent, les cloisons, au lieu de s'établir normalement entre eux, séparent deux cellules binucléées et deux sans noyau. Ces articles binucléés du promycélium correspondraient à ceux résultant d'une anastomose. Cependant, ils se montrent encore susceptibles de s'anastomoser, comme s'ils

étaient des cellules promycéliennes ordinaires uninucléées ; ce qui a pour conséquence la formation d'article à trois ou à quatre noyaux (Pl. XLIII, Fig. 8).

Lorsque le promycélium est divisé en quatre cellules uninucléées, ce qui est le cas général chez cette espèce, l'anastomose se fait toujours entre les deux cellules supérieures, ou entre les deux inférieures, ou à la fois entre les unes et les autres, mais jamais entre les deux intermédiaires.

Beaucoup de sporidies germent dans les cultures de trois jours. Elles donnent de petits filaments simples ou plus ou moins rameux, qui constituent des hyphes d'infection (Pl. XLIII, Fig. 20) ; mais elles peuvent aussi se développer en mycéliums adultes ordinaires dans les cultures artificielles.

Les filaments mycéliens sont toujours constitués par des articles très longs, renfermant chacun un nombre variable de noyaux (Pl. XLIII, Fig. 21). A ce stade, la culture est couverte d'une couche de mycélium blanchâtre qui devient, plus tard, jaunâtre, puis brunâtre en vieillissant.

Dans les filaments mycéliens, nous avons observé de belles mitoses, à la métaphase et à l'anaphase (Pl. XLIII, Fig. 21-23). Au stade de la plaque équatoriale, deux chromosomes se disposent côte à côte, au milieu du fuseau achromatique ; deux centrosomes marquent les deux extrémités du fuseau. Des fibrilles peuvent être visibles, reliant les chromosomes aux deux pôles. A un stade un peu plus avancé, les deux chromosomes se sont divisés en quatre, disposés en deux groupes de deux. Ils se séparent ensuite et chaque paire se dirige vers un pôle. On voit, parfois, un fil chromatique ténu reliant les deux groupes de chromosomes éloignés.

A mesure que les cultures vieillissent, les filaments mycéliens se vacuolisent de plus en plus. Dans les cultures âgées de plus de deux mois, le protoplasme montre une tendance à s'accumuler dans des parties quelconques du filament en laissant de grands espaces vides. Dans chaque accumula-

tion protoplasmique, on trouve un ou deux noyaux. Le filament s'élargit progressivement aux endroits où le protoplasme s'accumule alors que des cloisons se forment séparant les accumulations des parties vides qui ne tardent pas à se rétrécir et à se flétrir (Pl. XLIII, Fig. 24, 26).

FLEROFF [53] a constaté que, dans ses cultures d'*Ustilago Avenae*, les spores se forment toujours aux dépens des cellules uninucléées sans fusion nucléaire préalable. Dans nos cultures âgées de cinq ou six mois, les articles formés par l'accumulation protoplasmique se transforment progressivement en chlamydospores, toujours avec une fusion nucléaire qui a lieu tôt ou tard. Chaque article s'arrondit graduellement et prend une membrane double, d'abord gélatineuse ; l'exospore s'épaissit ensuite plus ou moins et devient finement échinulée. La formation de la membrane de la spore est parfois progressive autour de la spore. On peut ainsi observer des membranes partiellement épaissies ou échinulées (Pl. XLIII, Fig. 27, 28).

Dans les articles primitivement binucléés, les deux noyaux se fusionnent en un noyau double pendant la formation de la spore (Pl. XLIII, Fig. 26-29). Dans les articles primitivement uninucléés, nous avons observé une division du noyau unique (Pl. XLIII, Fig. 25) ; ce sont les deux noyaux-fils résultant de cette division, qui vont se fusionner pour donner le noyau double de la spore. Dans ce cas, les deux noyaux gamètes sont frères. Bien que les spores formées dans nos cultures présentent une teinte moins foncée et des ornements moins prononcés, elles ont certainement la même valeur biologique que les chlamydospores produites sur les plantes hospitalières.

Les phénomènes observés, évolution morphologique du mycélium et surtout comportement nucléaire, prouvent de façon indubitable la possibilité de la formation des chlamydospores dans les cultures artificielles.

b) *Vacuome.*

La méthode des colorations vitales est d'une aide précieuse dans l'étude du vacuome sur le vivant. Cette méthode permet de mettre en évidence les vacuoles les plus petites que l'on ne peut distinguer autrement. Les colorants vitaux pénètrent, plus ou moins facilement, à l'intérieur de la cellule, en laissant le protoplasme incolore, alors que tous les éléments vacuolaires prennent une teinte caractéristique selon le réactif utilisé.

Comme la chlamydospore présente une membrane épaisse, le colorant pénètre beaucoup plus lentement et met plus de temps à colorer ses éléments vacuolaires. La couleur de la membrane rend l'observation encore plus difficile. Quelques spores, plus claires, sont assez favorables à cette étude.

La chlamydospore contient plusieurs vacuoles très petites, en fins granules sphériques. Elles se colorent en rouge vif par le rouge neutre, ce qui montre que leur contenu est très condensé. Ces vacuoles élémentaires présentent des mouvements browniens plus ou moins actifs et se déplacent dans la spore.

Lorsque celle-ci va entrer en germination, les petites vacuoles grossissent progressivement par hydratation et par fusion. Elles sont encore de forme arrondie, mais l'application d'une coloration vitale donne des aspects assez variés. Les petites prennent une teinte homogène plus ou moins foncée ; les autres, plus grandes, présentent des précipités d'endochromidies colorés en rouge vif par le rouge neutre, situés dans les vésicules vacuolaires hyalines. Les endochromidies, comme les petites vacuoles primordiales, sont agitées de mouvements browniens.

Pendant le développement du tube promycélien, les petites vacuoles de la spore y émigrent les unes après les autres. A mesure que le tube s'allonge, la plupart des vacuoles s'hydratent et grossissent de plus en plus (Fig. 1,

A). Mais il en reste toujours de très petites, à contenu dense, d'une teinte très intense et homogène, qui se déplacent rapidement, parcourant le tube et la spore. Elles peuvent rester plus ou moins longtemps indépendantes. Les vacuoles plus grandes renferment généralement des endochromidies en nombre plus ou moins élevé, colorées en rouge par le rouge neutre et en bleu par le bleu de crésyl, tandis que les vésicules vacuolaires restent hyalines. Ces corpuscules présentent des mouvements browniens très actifs, se

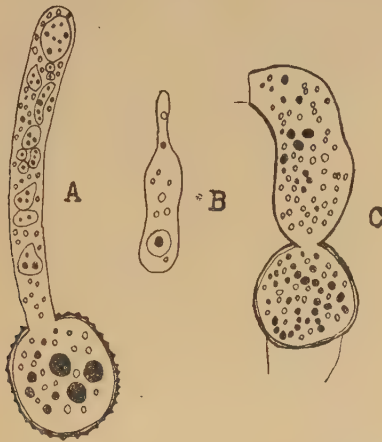


FIG. 1. — *Ustilago Avenae*. A, germination ; B, bourgeonnement d'une sporidie ; C, formation des spores en culture. Coloration vitale par le rouge neutre ; la couleur rouge est représentée en noir ; les petits corpuscules incolores peuvent être des cytosomes ou des liposomes.

déplacent, se heurtent, se fusionnent et se fragmentent. Des fusions et des divisions vacuolaires s'observent très fréquemment dans le tube promycélien en croissance.

Dans les promycéliums développés, on trouve, souvent, des vacuoles à contenu dilué, faiblement teinté. Ces vacuoles sont généralement de grandes dimensions et de formes variées. Elles peuvent être arrondies ou allongées, ou encore en canalicules rameux. On observe également des phénomènes de fusion et de division. Quelquefois, des

endochromidies fortement colorées se forment dans les vésicules vacuolaires légèrement teintées.

Les sporidies présentent généralement des vacuoles de forme arrondie et de dimensions variées. Au moment où une sporidie se multiplie par bourgeonnement, de très petites vacuoles passent de la sporidie mère dans le petit bourgeon qui s'accroît progressivement (Fig. 1, B). Ces petites vacuoles doivent leur naissance, directement ou indirectement, aux vacuoles préexistant dans la cellule promycélienne porteuse de la sporidie. Le vacuome de la nouvelle sporidie formée par bourgeonnement a pour origine celui de la sporidie mère.

Dans les longs filaments mycéliens, les vacuoles sont d'abord nombreuses et de forme plus ou moins arrondie. Généralement, chaque vacuole ne renferme qu'un seul corpuscule précipité. A mesure que le filament vieillit, les vacuoles se fusionnent fréquemment en donnant des vacuoles plus grandes souvent allongées. Lorsque les accumulations protoplasmiques s'établissent à certains endroits du filament, les autres parties sont presque complètement occupées par le vacuome. Ces parties du filament se flétrissent rapidement.

Aux endroits où le protoplasme s'accumule, les vacuoles, sous la pression de la concentration protoplasmique, se fragmentent successivement en de nombreuses très petites vacuoles granulaires (Fig. 1, C). Leur coloration en rouge de plus en plus foncé par le rouge neutre, montre qu'il y a déshydratation et concentration progressives de la substance vacuolaire, pendant la formation de la spore. Ces phénomènes correspondent exactement à ceux observés par Pierre DAN-GEARD [34] dans la formation des grains d'aleurone chez les plantes supérieures.

c) *Cytome.*

A l'examen vital, on observe de nombreux corpuscules réfringents dans les cellules du champignon. A cause de

leur taille minuscule, on ne peut pas distinguer leur nature sans avoir recours aux méthodes appropriées. Avec le rouge neutre ou le bleu de crésyl, nous avons pu mettre en évidence la nature vacuolaire d'une partie de ces corpuscules qui se colorent alors en rouge ou en bleu selon le réactif employé. D'autres corpuscules, d'une réfringence plus forte, qui réduisent l'acide osmique et prennent alors une

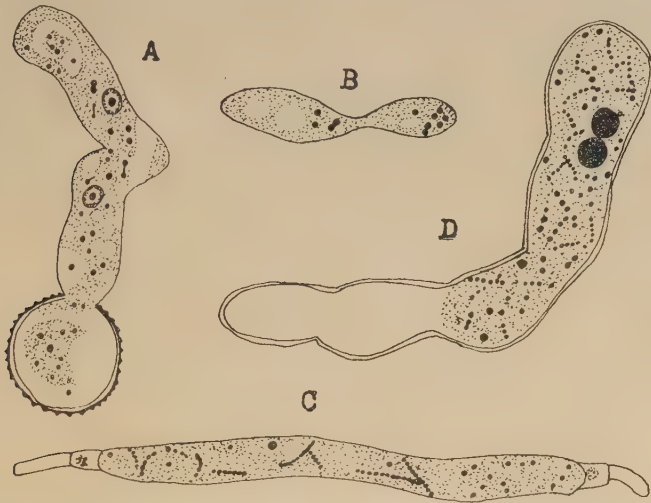


FIG. 2. — *Ustilago Avenae*. Matériel traité au Regaud montrant les cytosomes sphériques isolés ou en chapelets. A, germination ; B, bourgeonnement d'une sporidie ; C, filament mycélien âgé ; D, segment mycélien destiné à la formation d'une spore.

coloration noirâtre, sont de nature lipéidique. Les autres sont très probablement des cytosomes, mais nous n'avons pas réussi à les déterminer par la méthode des colorations vitales.

Nos observations sur le cytome ont donc exclusivement porté sur du matériel fixé et coloré suivant la méthode de Regaud. Les cytosomes sont colorés en noir foncé par l'hématoxyline.

Disons tout de suite qu'à tous les stades du cycle évolu-

tif, ces organites se présentent sous forme de petits granules sphériques. Nous n'avons pas observé de cytosomes plus ou moins allongés en bâtonnets ou en filaments.

Ils sont nombreux dans la spore. Après la germination et à mesure que le promycélium se développe, il y a multiplication des cytosomes par bipartition (Fig. 2, A). Elle se fait par l'allongement du corpuscule sphérique et par étranglement au centre de l'élément allongé, en donnant deux cytosomes, d'abord en forme de virgule, qui s'arrondissent ensuite.

Généralement, les cytosomes sont dispersés irrégulièrement dans le protoplasme ; on observe assez fréquemment, dans les promycéliums et dans les mycéliums, des cytosomes disposés en chapelets plus ou moins longs (Fig. 2, C, D), qui se trouvent souvent autour des vacuoles ou des noyaux.

B. — Étude du champignon sur la plante hôte.

a) Dans la plantule.

Pour l'étude des premiers stades de la phase parasitaire du champignon, nous avons fait des inoculations de Charbon sur les plantules de l'Avoine cultivée.

Les grains ont été d'abord immergés dans l'eau pendant une nuit et puis étalés dans des assiettes, sur du papier buvard mouillé. Les spores du Charbon ont été ensuite ensemencées sur les grains ainsi préparés, et les assiettes ont été couvertes de cloches pour laisser les semences en atmosphère humide.

Après la germination des grains, nous avons fixé, à plusieurs reprises, à mesure que les plantules s'accroissaient, leur partie inférieure dans laquelle se trouve le point de croissance. Les coupes ont été faites suivant l'axe longitudinal des plantules.

Le mycélium est intracellulaire ; il pénètre dans les

cellules du parenchyme et des jeunes faisceaux (Pl. XLIV, Fig. 1-3). Nous n'avons pas observé un élargissement du filament mycélien décrit par KOLK [77], à l'endroit où il perce la membrane cellulaire. Les hyphes circulent de diverses manières dans les tissus, mais en général, elles se développent suivant la direction de croissance de la plante. Nous n'avons pas observé les accumulations protoplasmiques autour des hyphes, décrites par KOLK [77].

Les articles des hyphes mycéliennes peuvent être longs ou courts. Parfois, un seul article parcourt toute la longueur d'une cellule du jeune faisceau (Pl. XLIV, Fig. 1). Le protoplasme du champignon est plus dense et plus chromophile que celui des cellules hospitalières. Souvent, il s'accumule dans la partie antérieure du filament en laissant derrière lui un segment très vacuolisé qui se sépare ensuite par cloisonnement, se rétrécit et se flétrit ultérieurement, ce que nous avons également observé dans les filaments mycéliens en cultures artificielles (Pl. XLIV, Fig. 3). C'est donc un phénomène général et naturel du développement du champignon, qui n'est pas dû à la concurrence du développement de la cellule hospitalière comme le prétendit BREFELD [14].

Les articles du champignon sont le plus souvent uni- ou binucléés (Pl. XLIV, Fig. 3). Dans les articles très longs, le nombre des noyaux peut être de trois ou même s'élever jusqu'à cinq (Pl. XLIV, Fig. 1). Dans les préparations fixées et colorées suivant la méthode de Regaud, les cytosomes des deux organismes et les jeunes plastes de la cellule hospitalière sont colorés en noir (Pl. XLIV, Fig. 2). Les cytosomes du champignon sont toujours en fins granules sphériques.

a) *Dans la fleur.*

Dans les coupes transversales des jeunes fleurs parasitées par ce champignon, on peut constater que les hyphes mycé-

liennes, généralement intracellulaires, envahissent presque toutes les parties florales. Le protoplasme du parasite est toujours plus dense et plus chromophile que celui de la cellule hôtalière. Les hyphes mycéliennes peuvent s'approcher du noyau de cette dernière (Pl. XLIV, Fig. 4), ou même s'appliquer sur lui (Fig. 3). Les articles des hyphes, comme ceux que nous avons observés dans les plantules, sont, le plus souvent, uni- ou binucléés, ils ont, parfois, un nombre de noyaux plus élevé (Pl. XLIV, Fig. 4-6).

Il se forme, de place en place, d'abord dans le péricarpe, puis dans l'ovule, des masses fondamentales isolées d'hyphes mycéliennes (Fig. 3, 4 ; Pl. XLIV, Fig. 8). Ces masses se développent et grossissent graduellement jusqu'à se confondre en un seul amas qui remplira finalement l'organe tout entier. A ce stade, nous avons trouvé des masses mycéliennes semblables dans les filets et dans les glumelles.

A un stade plus avancé, on ne peut plus distinguer les différentes parties de la fleur. Elles sont détruites et remplacées par les éléments du parasite parmi lesquels se trouvent leurs débris.

Les spores se forment à partir du centre de chaque masse fondamentale du mycélium fructifère à mesure que cette masse s'accroît. Généralement les hyphes deviennent plus minces au moment de la sporulation. Les noyaux, qui sont d'abord assez gros et à structure nette, deviennent également beaucoup plus petits et ils apparaissent comme des corpuscules chromatiques entourés d'une zone claire. La membrane nucléaire est rarement visible (Fig. 3, 4 ; Pl. XLIV, Fig. 7-9). Les noyaux sont en nombre variable dans les articles.

Les hyphes s'entrelacent et s'enroulent ensuite en pelotons ; puis elles se cloisonnent en petits articles irréguliers qui se dissocient et dont chacun renferme un ou deux noyaux (Fig. 3, 4 ; Pl. XLIV, Fig. 7-9). Ce sont ces articles

qui se développeront en chlamydospores du Charbon en s'arrondissant et en grossissant simultanément.

Nous avons observé un autre mode de sporulation qui ressemble à celui observé dans nos cultures artificielles.



FIG. 3. — *Ustilago Avenae*. Amas de mycélium sporifère dans un coin de la paroi d'un jeune ovaire d'Avoine.

Les hyphes sporifères sont très grosses ; par constriction, elles donnent des articles isolés qui s'arrondissent graduellement pour se transformer en chlamydospores (Pl. XLIV, Fig. 6). Ces articles renferment un ou deux noyaux.

Une fusion nucléaire a été observée dans un grand nombre des articles binucléés, mais à des stades très variés ; dans des cellules de forme irrégulière et jusque dans des spores bien développées et arrondies. Nous croyons, ainsi que nous l'avons vu dans nos cultures de ce champignon, que le noyau unique des articles uninucléés doit se diviser pour donner deux noyaux fils qui se fusionnent ensuite ;

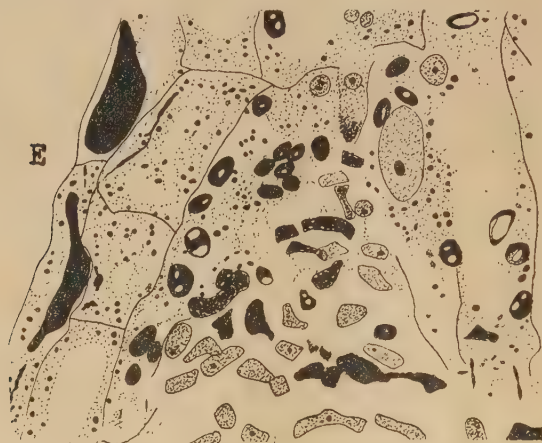


FIG. 4. — *Ustilago Avenae*. Modifications et dégénérescence des éléments cellulaires dans la paroi ovarienne ; E, épiderme interne (Regaud).

ou bien, que les noyaux de ces articles sont déjà le résultat d'une fusion précoce. A cause de l'incertitude du moment de la fusion nucléaire et de la taille d'abord très réduite du noyau double, on est très embarrassé pour se prononcer sur la nature haploïde ou diploïde des noyaux des articles uninucléés. Le noyau grossit progressivement à mesure que la spore s'approche de la maturité. Il présente alors une structure nette, et contient, situés dans le nucléoplasme entouré d'une membrane très fine, de la chromatine et un nucléole fortement coloré. A la maturité, la spore développe une membrane double à exospore finement échinulée.

Au moment où les spores commencent à se former au

centre des masses mycéliennes, celles-ci sont encore isolées les unes des autres. Les hyphes les plus externes sont les plus jeunes, on peut trouver entre elles les débris des cellules hospitalières.

Si les étamines et les glumelles sont aussi atteintes par le parasite, la formation des spores y est plus tardive.

La fleur peut être partiellement ou complètement parasitée. Les spores du champignon remplacent les tissus détruits de la fleur.

C. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

a) Nucléome.

Le noyau normal d'une cellule saine de la plante hospitalière est plus ou moins arrondi et présente un ou plusieurs nucléoles fortement colorés, situés dans le nucléoplasme qui est souvent homogène, coloré en gris plus ou moins foncé par l'hématoxyline, et entouré d'une membrane très nette.

Sous l'influence du parasite, dans la cellule hospitalière ou dans son voisinage, le noyau et les autres constituants cellulaires de cette dernière entrent, tôt ou tard, sans ordre régulier, en dégénérescence. D'après nos observations, contrairement à ce qui est généralement admis, le noyau ne se montre pas toujours plus résistant que les autres constituants de la cellule. Dans certaines préparations nous avons trouvé, parmi les hyphes mycéliennes fertiles, dans les cellules hospitalières sévèrement atteintes, de gros noyaux qui conservent encore leur structure normale (Pl. XLIV, Fig. 8). Les autres éléments cellulaires sont tous dégénérés ou ont disparu. Dans d'autres préparations, nous avons observé que l'altération du noyau peut avoir lieu même avant la pénétration du champignon dans la cellule où les autres formations cellulaires ne présentent aucune modification (Fig. 3).

L'altération et la dégénérescence du noyau présentent des aspects assez variés. Quelquefois, il commence par perdre sa chromophilie (Fig. 3). Les nucléoles ne prennent qu'une coloration très faible et ne se distinguent pas nettement. Ceci est suivi de la disparition de la membrane nucléaire (Pl. XLIV, Fig. 4). Le nucléoplasme perd alors son contour, il diminue graduellement de volume pour finir par disparaître complètement. D'autres fois, c'est la membrane nucléaire qui disparaît la première. Le noyau se contracte mais garde encore pendant quelque temps sa colorabilité normale. Il devient de plus en plus petit et disparaît finalement.

b) *Plastidome.*

Dans les cellules vertes saines du parenchyme de la feuille, le plastidome est représenté par de nombreux chloroplastes appliqués contre la paroi cellulaire ou entourant le noyau au milieu de la cellule. Fixés et colorés suivant la méthode de Regaud, ils sont gris foncé.

Devant l'envahissement du parasite, ils dégèrent et perdent petit à petit leur coloration. Leurs dimensions diminuent graduellement et ils finissent par disparaître (Pl. XLIV, Fig. 3).

Dans les cellules situées sous l'épiderme interne de la paroi du jeune ovaire, le plastidome est constitué par de nombreux amyloplastes disséminés dans les trabécules protoplasmiques limitant des vacuoles plus ou moins grandes. Ces plastes renferment un nombre variable de sphérules amyloacées qui restent incolores alors que le substratum des plastes se colore en noir.

Lorsque ces plastes entrent en dégénérescence, leurs dimensions diminuent graduellement (Fig. 4). Ils apparaissent comme de petits corpuscules chromatiques alvéolés. La diminution de leur taille est, parfois, précédée d'un affaiblissement de leur colorabilité. Ils se fripent ensuite et disparaissent finalement.

c) *Cytome.*

Dans les cellules de la paroi de l'ovaire, les cytosomes se présentent en quantité considérable. Ils ont la forme de granules sphériques ou de petits bâtonnets, toujours colorés en noir, isolés ou disposés en chapelets plus ou moins longs, disséminés irrégulièrement dans le protoplasme ou alignés autour des noyaux ou des vacuoles.

Le cytome nous a paru le plus résistant des constituants cellulaires, devant l'envahissement du parasite. Dans une cellule très altérée où toutes les autres formations cellulaires sont dégénérées ou ont disparu, on peut voir des cytosomes présentant encore leur aspect normal. Ils se trouvent alors groupés dans des restes de protoplasme. Leur dégénérescence se traduit par la diminution de leur taille et l'affaiblissement de leur colorabilité (Fig. 4). Ils disparaissent avec la dernière trace de protoplasme de la cellule hospitalière.

d) *Membrane.*

On trouve souvent autour des masses mycéliennes en croissance ou entre deux masses qui se rapprochent, les membranes des cellules détruites, qui se sont épaissies et ont une apparence gélatineuse (Pl. XLIV, Fig. 7). Elles disparaissent finalement sous la pression du développement du parasite.

2. *Ustilago levis* (Kell. et Sw.) Magn.

Cette espèce attaque également l'Avoine. Les panicules malades ressemblent en apparence aux normales. On ne peut les distinguer qu'au moment de la maturité des chlamydospores. Les grains remplis de spores sont tou-

jours recouverts de leurs glumes qui masquent la présence du parasite. Mais la couleur noire des spores se voit à travers les glumes et donne une teinte gris olivâtre aux grains attaqués.

Étude du champignon en culture.

Nous n'avions pas à notre disposition d'échantillon frais de ce champignon pour étudier son développement sur la plante hôte. Nos observations ont exclusivement porté sur le matériel de nos cultures. Les panicules d'Avoine charbonnées, récoltées en 1931, proviennent d'un envoi de M. le Dr REED du Brooklyn Botanic Garden. Les cultures ont été faites en janvier 1933. Les spores germent en abondance dans les 12 heures qui suivent l'ensemencement. D'après SAMPSON [99], les spores de cet *Ustilago* peuvent conserver parfaitement leur pouvoir germinatif pendant deux ans et demi; quelques-unes manifestent encore leur vitalité au bout de cinq ans.

La chlamydospore a une membrane double, l'exospore est épaisse mais lisse, ce qui permet de distinguer cette espèce de la précédente. Le noyau double est gros et occupe une place quelconque dans la spore. Le protoplasme est quelquefois homogène en apparence ou présente quelques vacuoles bien visibles.

La structure du noyau double est généralement très nette (Pl. XLV, Fig. 1). Il se compose d'un nucléole fortement coloré, d'une masse de substance chromatique en fins granules, et d'une membrane fine qui enveloppe l'ensemble du noyau.

Le noyau double peut se diviser pour la première fois dans la spore, même avant la production du tube promycélien (Pl. XLV, Fig. 2, 3). Le fuseau achromatique n'est pas toujours discernable. Dans tous les cas, quatre chromosomes se forment lorsque la membrane nucléaire et le nucléole ont disparu (Pl. XLV, Fig. 2). Généralement, on

les voit nettement distincts ; ils se confondent dans certaines figures. A l'anaphase, deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle du fuseau pour y constituer les deux noyaux-fils (Pl. XLV, Fig. 3). La réduction chromatique se fait donc lors de la première division du noyau double, et les deux noyaux-fils qui en résultent sont de nature haploïde.

Normalement, la germination d'une spore donne un seul tube promycélien. Mais, il n'est pas rare de trouver des germinations à deux ou même à trois tubes promycéliens (Pl. XLV, Fig. 7). Il s'ensuit que le comportement nucléaire varie suivant le mode de germination.

Au cas où la spore ne produit qu'un tube promycélien, le noyau double peut passer dans le tube avant d'effectuer la première division (Pl. XLV, Fig. 4). Celle-ci est toujours réductionnelle, d'après nos observations. Les deux noyaux-fils vont se diviser une deuxième fois pour donner quatre noyaux au promycélium qui se cloisonne généralement en quatre articles uninucléés (Pl. XLV, Fig. 6). Si la première division du noyau double se fait dans la spore, les deux noyaux-fils passent l'un après l'autre dans le tube promycélien et s'y divisent pour la deuxième fois ; ou bien un seul noyau passe dans le tube promycélien et s'y divise tandis que l'autre reste pendant quelque temps dans la spore. Ce fait peut indiquer que la spore va donner un ou deux autres tubes promycéliens. Dans ce cas, le noyau resté dans la spore s'y divise et fournit ses noyaux-fils aux nouveaux rameaux promycéliens.

Les sporidies sont uninucléées, latérales ou terminales sur le promycélium (Pl. XLV, Fig. 6-8). Des anastomoses ont été observées soit entre cellules promycéliennes (Pl. XLV, Fig. 8), soit entre sporidies (Pl. XLV, Fig. 9), grâce à la formation d'un petit tube de communication. Tantôt le contenu d'une cellule passe dans l'autre cellule, tantôt les noyaux des deux cellules passent dans le tube de communication qui est plus ou moins allongé et devient alors un filament binucléé.

Les sporidies peuvent se multiplier par bourgeonnement (Pl. XLV, Fig. 10, 11) ou germer en donnant des filaments mycéliens (Pl. XLV, Fig. 12). Au moment de la multiplication d'une sporidie, le noyau se divise une fois pour fournir un noyau fils au petit bourgeon. Nous avons observé de belles figures de mitose dans les sporidies en voie de bourgeonnement. Le fuseau achromatique est souvent nettement visible, avec deux centrosomes aux deux extrémités, reliés par quelques fibrilles extrêmement fines. A la métaphase, deux chromosomes, gros et distincts, se disposent côte à côte à la plaque équatoriale (Pl. XLV, Fig. 12). Ils se divisent ensuite en quatre plus petits (Pl. XLV, Fig. 10). L'anaphase est représentée par l'éloignement des deux groupes de deux chromosomes qui se dirigent vers les deux pôles. Généralement, le noyau se divise dans la sporidie mère, et un noyau-fils passe plus tard dans le petit bourgeon qui deviendra une sporidie fille. Parfois, la division nucléaire se fait dans le petit canal reliant le bourgeon à la sporidie mère ; elle présente à l'anaphase un étirement de la substance chromatique (Pl. XLV, Fig. 11).

Les mycéliums jeunes de quelques jours sont relativement minces et constitués par des articles très longs, souvent binucléés, parfois uni- ou plurinucléés, sans régularité (Pl. XLV, Fig. 13). En vieillissant, les cultures changent de couleur graduellement. Elles prennent d'abord une teinte jaunâtre et brunissent ensuite.

Dans les cultures âgées d'environ trois mois, les mycéliums ont changé d'aspect. Les filaments sont plus gros. Le protoplasme et les noyaux montrent une tendance à s'accumuler en certains endroits du filament, laissant ainsi des parties vides. Les accumulations protoplasmiques se séparent de ces dernières par cloisonnements successifs (Pl. XLV, Fig. 14, 15). Les articles vides se rétrécissent et se flétrissent finalement. Les articles où le protoplasme s'est accumulé renferment chacun un ou, le plus souvent, deux noyaux. Nous avons observé plusieurs fois,

dans les articles uninucléés, une division nucléaire (Pl. XLV, Fig. 14), ce qui laisse croire que tous les articles primitivement uninucléés deviennent, à un moment donné, binucléés, avant la fusion nucléaire qui va intervenir peu après.

La fusion nucléaire peut avoir lieu très tôt, dans un article encore allongé et à membrane mince. Les deux noyaux se rapprochent et s'unissent. Ils peuvent être plus ou moins déformés et présenter un contour irrégulier (Pl. XLV, Fig. 16). Les deux nucléoles peuvent être visibles dans un noyau double qui vient de se former (Pl. XLV, Fig. 17). L'article s'arrondit de plus en plus, la membrane devient double et se gélifie, puis l'exospore s'épaissit et prend une teinte brunâtre : la chlamydospore est formée (Pl. XLV, Fig. 18).

Dans d'autres articles, les deux noyaux peuvent rester indépendants pendant que la cellule prend la forme d'une spore. La fusion nucléaire se réalise plus ou moins tardivement et achève le cycle évolutif du champignon que nous avons pu suivre pendant quatre mois dans nos cultures artificielles.

Au point de vue cytologique, les spores formées dans nos cultures ont exactement la même valeur que les spores formées sur les panicules charbonnées de l'Avoine ; elles en diffèrent seulement par la couleur plus pâle de la membrane.

3. *Ustilago nuda* (Jens.) Kell. et Sw.

Cet *Ustilago* attaque l'Orge et son apparition coïncide avec l'épiage et la floraison de la céréale hospitalière. La masse pulvérulente des spores est d'abord provisoirement couverte par une mince membrane mais elles sont bientôt disséminées par le vent, laissant des rachis nus. Les sporés vont infecter directement les fleurs.

A. — Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

Les spores ont été récoltées en 1932 et ensemencées en janvier, l'année suivante. Elles germent abondamment au bout de 24 heures.

La spore a une membrane double, l'exospore est échinulée (Pl. XLV, Fig. 19). Le noyau diploïde est gros et entouré d'une membrane nucléaire fine et nette. Il présente un nucléoplasme souvent homogène et coloré en gris plus ou moins foncé, et un nucléole très chromophile. Le protoplasme de la spore est généralement dense et homogène en apparence, il renferme parfois quelques vacuoles assez grandes.

La division du noyau double peut se faire dans la spore, même avant la germination. La figure 20 de la planche XLV semble présenter une prophase au stade de spirème ; le nucléole n'est pas visible.

En général, la spore donne, en germant, un tube promycélien dans lequel le noyau double se transporte bientôt. La première division nucléaire a lieu plus tard, lorsque le tube promycélien a atteint une certaine longueur (Pl. XLV, Fig. 21).

Le noyau diploïde possède quatre chromosomes qui apparaissent à la prophase. Ils se disposent en deux paires à la métaphase et les deux groupes de deux chromosomes se dirigent vers les deux pôles à l'anaphase. La réduction chromatique se fait donc lors de cette première division nucléaire. Les noyaux-fils se divisent ensuite, simultanément ou l'un après l'autre ; dans chaque figure mitotique, seuls deux chromosomes se présentent et se divisent à la métaphase (Pl. XLV, Fig. 22).

Les cloisonnements du promycélium peuvent suivre de près les divisions nucléaires en donnant toujours des articles uninucléés, ou bien ils n'ont lieu que tardivement, après la

formation des quatre noyaux. Ainsi, on peut parfois observer des tubes promycéliens à deux, à trois, ou à quatre noyaux, mais encore dépourvus de cloison. Finalement, le promycélium est formé de quatre articles uninucléés.

Le promycélium peut être ramifié en deux branches dont chacune renferme deux noyaux et se cloisonne ensuite en deux cellules uninucléées (Pl. XLV, Fig. 24). Parfois, la spore donne deux tubes promycéliens indépendants l'un de l'autre (Pl. XLV, Fig. 26).

Le promycélium de cette espèce ne produit pas de sporidies proprement dites ou primaires. Mais il se développe en un filament ramifié portant de petits articles terminaux ou latéraux, généralement assez courts, qui se détachent facilement et constituent des conidies ou sporidies secondaires (Pl. XLV, Fig. 26). Ces petits éléments sont uni- ou binucléés. Ils peuvent se multiplier par bourgeonnement, se développer en filaments ramifiés reproduisant des conidies, ou bien donner des mycéliums ordinaires à articles plus ou moins longs. Ceux-ci sont uni- ou plurinucléés sans régularité.

Des anastomoses se font très fréquemment entre les cellules promycéliennes. L'anse d'anastomose, qui se forme au niveau de la cloison transversale, est souvent en forme de fer à cheval et réalise la communication des deux cellules superposées (Pl. XLV, Fig. 24, 25). Généralement, l'anse se développe en un long filament dans lequel se transportent les noyaux des deux cellules anastomosées. Nous avons également observé des anastomoses contractées entre les cellules des filaments ramifiés par l'intermédiaire d'un petit tube de communication ou d'une anse (Pl. XLV, Fig. 27). Tantôt le noyau d'une cellule passe dans l'autre cellule, tantôt les noyaux des deux cellules passent dans le tube d'anastomose.

Dans les cultures âgées de quatre mois, nous avons également constaté la formation de spores. Lorsque les cultures vieillissent, elles prennent une teinte de plus en

plus foncée jusqu'au jaune brunâtre. Dans les filaments mycéliens, le protoplasme et les noyaux s'accumulent de place en place. A mesure que les accumulations se poursuivent, elles se séparent des autres parties presque vides, par cloisonnements successifs (Pl. XLV, Fig. 30-33). Dans chaque article d'accumulation, on trouve un ou, le plus souvent, deux noyaux. Ces articles s'élargissent et s'arrondissent graduellement. Une fusion nucléaire, dont nous avons observé de très belles figures (Pl. XLV, Fig. 32), intervient, tôt ou tard, dans ces articles qui prennent ultérieurement la forme de spores à membrane double et à exospore échinulée (Pl. XLV, Fig. 33, 34).

b) *Vacuome et cytome.*

L'étude du vacuome a été faite par la méthode des colorations vitales. Dans la spore, le vacuome est, en général, constitué par des vacuoles très petites. Leur contenu est condensé et coloré entièrement et fortement par le colorant vital. Avec le rouge neutre, qui a été le plus employé, les petites vacuoles de la spore, au lieu de prendre une teinte rouge vif comme chez *Ustilago Avenae*, se colorent en rouge orangé foncé. Ce virage de coloration indique une réaction alcaline du contenu vacuolaire ; la coloration est dite métachromatique. Les vacuoles élémentaires apparaissent comme de petits corpuscules situés dans le protoplasme et agités de mouvements browniens. A la faveur de ce mouvement, ils peuvent se heurter, se fusionner ou se diviser.

Lorsque la spore a absorbé de l'eau et va entrer en germination, les vacuoles s'hydratent et grossissent. Elles peuvent s'unir en une seule grande vacuole. Celle-ci peut affecter une forme quelconque. Le contenu vacuolaire, sous l'action du rouge neutre, peut prendre une coloration orangée homogène ou donner un nombre variable de précipités métachromatiques colorés en rouge orangé sur un

fond vacuolaire hyalin. La grande vacuole se fragmente à nouveau, avant ou au moment de la germination.

Pendant le développement du tube promycélien, les petites vacuoles de la spore y émigrent successivement. Quelques-unes se déplacent activement, parcourant le jeune tube promycélien et la spore. Elles présentent continuellement des phénomènes de fusion et de fragmentation. L'activité est si grande que l'aspect du vacuome peut être complètement changé en quelques secondes.

Lorsque le promycélium se cloisonne, il y a toujours une ou plusieurs vacuoles dans chaque article. En général, les vacuoles du promycélium se présentent comme des corpuscules colorés homogènement en rouge orangé par le rouge neutre, en bleu violacé par le bleu de crésyl, et de forme et de taille variées. Rarement, elles s'unissent et forment un long canal. Les corpuscules métachromatiques peuvent se trouver à l'intérieur de vésicules vacuolaires hyalines. Plus rarement, les vacuoles sont colorées en rose jaunâtre homogène ou renferment quelques corpuscules métachromatiques colorés en rouge orangé par le rouge neutre. Avec le bleu de crésyl, ces vacuoles se colorent en violet pâle et les précipités, s'il y en a, en bleu violacé. Ceux-ci sont généralement en mouvement plus ou moins actif, comme les petites vacuoles elles-mêmes, et présentent également des phénomènes de fusion et de fragmentation.

Dans un mycélium ramifié, les cellules jeunes présentent un vacuome généralement constitué par de petits éléments granulaires. Dans les articles âgés, les vacuoles sont beaucoup plus grandes et peuvent occuper presque toute la cavité cellulaire. Leur contenu paraît très dilué et donne avec les colorants vitaux une teinte faible, homogène ou avec quelques précipités d'endochromidies ; mais il y a toujours métachromasie.

Au moment de la formation des spores, on trouve, dans les accumulations protoplasmiques, de nombreuses petites vacuoles granulaires. Les précipités métachromatiques

colorés en rouge orangé par le rouge neutre, se trouvent, le plus souvent, à l'intérieur de vésicules vacuolaires hyalines. Rarement, un article ne renferme qu'une grande vacuole. Dans les spores formées dans les cultures, le vacuome est représenté par de petits éléments granulaires, comme dans les chlamydospores naturelles.

Dans le matériel traité par la méthode de Regaud, on

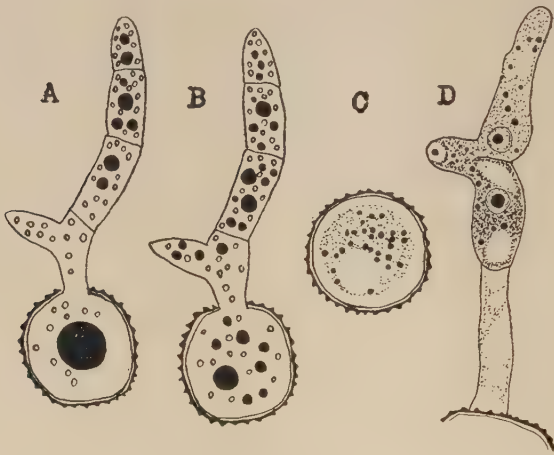


FIG. 5. — *Ustilago nuda*. A et B, variations d'aspect du vacuome en quelques secondes dans un même promycélium, après coloration vitale par le rouge neutre ; le rouge orangé est ici représenté en noir ; les granules incolores peuvent être des cytosomes ou des liposomes. C, spore et D, germination, traitées au Regaud montrant les cytosomes sphériques et une endochromidie intravacuolaire dans le petit rameau du promycélium.

trouve des cytosomes à tous les stades du développement du champignon ; ce sont de petits corpuscules sphériques colorés en noir et dispersés irrégulièrement dans le protoplasme (Fig. 5, C, D.), tandis que les éléments vacuolaires ont souvent l'aspect de lacunes incolores. Dans les vacuoles à contenu dense, il peut se produire des précipités qui se colorent également en noir par l'hématoxyline et ressemblent aux cytosomes (Fig. 5, D).

B. — Étude du champignon sur la plante hospitalière.

En examinant des coupes de jeunes fleurs d'Orge parasitées par ce Charbon, on trouve que le champignon envahit les parties florales à partir de la base vers le sommet et de l'intérieur vers l'extérieur. La paroi de l'ovaire est la première atteinte. Rarement, nous avons observé des spores formées plus tôt dans les glumelles que dans l'ovaire. Toutes les parties florales sont finalement remplacées par une masse homogène de spores.

Le mycélium est intercellulaire ou, le plus souvent, intracellulaire. Lorsque le filament mycélien circule entre les cellules, on peut observer une zone claire entre la membrane du champignon et celle des cellules hospitalières (Pl. XLVI, Fig. 2). Pour entrer dans la cellule, il fracture la membrane brusquement. Les filaments intracellulaires circulent de diverses manières dans les cellules hospitalières et passent de l'une dans l'autre.

Les filaments mycéliens peuvent être simples ou ramifiés. Leurs articles peuvent être longs ou courts. Un long article peut traverser deux cellules hospitalières. Le nombre de noyaux que renferme chaque article peut être d'un ou deux, parfois trois.

Les noyaux présentent souvent une membrane nucléaire très nette, entourant un nucléoplasme plus ou moins coloré et un nucléole très chromatique (Pl. XLVI, Fig. 4, 6). D'autres fois, ils apparaissent comme des corpuscules chromatiques délimités simplement par une petite zone claire, la membrane étant invisible (Pl. XLVI, Fig. 2, 3, 4, 6).

Lorsque le champignon se développe abondamment, on trouve dans les coupes, des segments mycéliens plus ou moins nombreux dans les cellules hospitalières ; ils sont de forme et de taille variées, et renferment généralement un ou deux noyaux (Pl. XLVI, Fig. 6, 8).

Le filament mycélien entré dans une cellule hospita-

lière peut s'avancer vers le noyau et l'entourer complètement, mais la cellule peut rester à l'état normal pendant quelque temps, et le noyau peut encore effectuer une division.

Le protoplasme du champignon se montre toujours plus chromophile que celui des cellules hospitalières. Avec le Regaud, le cytome du parasite est toujours représenté exclusivement par des sphérosomes noirs (Pl. XLVI, Fig. 7).

La présence de suçoirs sur le mycélium des Ustilaginées a été signalée par FISCHER VON WALDHEIM [115] chez *Ustilago Carbo*, *U. longissima*, *U. Maydis*, *U. hypodytes*, *Sorosporium Saponariae*, *Tilletia endophylla*, *T. Debaryana*; par WOLFF [121] chez *Urocystis occulta*; par CLINTON [22 bis] chez *Sphacelotheca Sorghi*; par LUTMAN [79] chez *Urocystis Anemones*, *Doassansia deformans*, *Entyloma Nymphaeae*; par WHITEHEAD [120] chez *Urocystis Cepulae*; par PAPE [88] chez *Urocystis Galanthi*.

Chez *Ustilago nuda*, nous avons également trouvé des suçoirs de diverses formes. Ils peuvent être simples, à extrémité renflée en tête, globuleuse, piriforme, réniforme, *Cepulae*; par PAPE [88] chez *Urocystis Galanthi*.

Chez *Ustilago nuda*, nous avons également trouvé des suçoirs de diverses formes. Ils peuvent être simples, à extrémité renflée en tête, globuleuse, piriforme, réniforme, anguleuse ou irrégulière (Pl. XLVI, Fig. 2, 4, 5). Ils sont souvent ramifiés en plusieurs lobes digitiformes (Pl. XLVI, Fig. 3, 6). La surface d'absorption se trouve ainsi considérablement augmentée. Généralement, ces organes se développent dans le protoplasme, ils peuvent s'appliquer sur le noyau ou y pénétrer.

Lorsque le mycélium est plus développé, il produit de place en place dans les tissus hospitaliers, des masses mycéliennes constituées par des filaments en articles uni- ou plurinucléés, très minces et diversement entrelacés (Pl. XLVI, Fig. 9). C'est au centre de ces masses mycé-

liennes que commence la formation des sporés. Les filaments se segmentent ensuite irrégulièrement en petits articles uni- ou binucléés (Pl. XLVI, Fig. 10). Les noyaux sont très petits avec un nucléole très chromatique. Les articles s'arrondissent en grossissant, ils deviendront des spores.

La fusion nucléaire peut avoir lieu à des stades très différents (Pl. XLVI, Fig. 10). Les deux petits noyaux des articles irréguliers peuvent se fusionner aussitôt après la segmentation des filaments mycéliens. Le noyau double est aussi très petit d'abord ; il grossit graduellement pendant la transformation de l'article en spore. Dans d'autres articles, les deux noyaux restent indépendants durant la formation des spores et grossissent concurremment. Ils se fusionnent plus ou moins tardivement, même au moment de la maturation des spores qui présentent alors une membrane double à exospore échinulée.

La structure du noyau devient de plus en plus facile à observer à mesure qu'il grossit pendant le développement de la spore.

Lorsque les spores commencent à se former, les masses mycéliennes s'accroissent d'abord isolément, puis s'unissent et finalement tous les tissus de la fleur sont remplacés par une masse homogène de spores.

C. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

Pénétrée par un filament mycélien, la cellule hospitalière n'éprouve pas tout de suite une altération. Elle peut continuer pendant plus ou moins longtemps à manifester une vie normale, ce qui se traduit surtout par le mode régulier de la mitose qu'on peut observer assez fréquemment dans les cellules parasitées des jeunes tissus de la fleur.

Le noyau s'altère en général le premier. Les nucléoles se déforment et se réduisent en granules insignifiants et la substance chromatique s'accumule en des taches irrégu-

lières (Pl. XLVI, Fig. 5). La chromophilie diminue graduellement et la membrane nucléaire n'est plus visible (Pl. XLVI, Fig. 6, 8). Le nucléoplasme se réduit petit à petit et l'ensemble finit par disparaître.

Lorsque le champignon a occupé la plus grande partie d'une cellule hospitalière, il n'y reste plus que quelques traces du protoplasme dans lesquelles se trouvent quelques cytosomes en sphérules ou en petits bâtonnets et un petit nombre de plastes primordiaux sous forme de corpuscules plus gros que les cytosomes. Autour des masses mycéliennes la membrane cellulaire est souvent très épaissie (Pl. XLVI, Fig. 10).

4. *Ustilago Hordei* (Pers.) Kell. et Sw.

Ce champignon cause le Charbon couvert de l'Orge. A l'époque de la floraison, les épis charbonnés ressemblent presque totalement aux épis sains, et c'est au bout de quelques semaines qu'ils se révèlent malades par leur teinte noirâtre. Leurs épillets sont transformés et subissent une grande hypertrophie. Jusqu'à la maturité de l'Orge, la masse de spores reste couverte sous l'enveloppe du fruit de la céréale. Les spores se répandent sur les grains au moment de la récolte et la propagation de la maladie se fait par infection des plantules.

Faute d'échantillons frais d'Orge atteinte par ce parasite, nous n'avons eu à nous occuper que des cultures artificielles à partir des chlamydospores.

Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

Les épis charbonnés de l'Orge, récoltés en avril 1931 à Hangchow, nous ont été envoyés par M. F. M. CHU. Les

spores ont étéensemencées en janvier, l'année suivante. La germination a été obtenue en 4 à 5 heures après l'ensemencement.

Le noyau double est assez gros, de forme plus ou moins arrondie ou elliptique, il est composé d'un petit nucléole très chromophile, d'un nucléoplasme renfermant des granules chromatiques, et d'une membrane nucléaire fine mais nette, entourant l'ensemble du noyau (Pl. XLVII, Fig. 1). Il se divise, le plus souvent, à l'intérieur de la spore, même avant la production du promycélium (Pl. XLVII, Fig. 2-6). L'un des deux noyaux-fils reste dans la spore et l'autre passe dans le tube promycélien au moment de la germination. Quelquefois, la spore germe d'abord et le noyau double passe dans le jeune tube promycélien avant d'effectuer la première division (Pl. XLVII, Fig. 7). Les deux noyaux-fils se divisent plus ou moins tôt, simultanément ou indépendamment l'un de l'autre.

HÜTTIG [67] a constaté qu'entre 6° et 10° C., la réduction chromatique se fait indifféremment lors de la première ou de la deuxième division du noyau diploïde et qu'au-dessous et au-dessus de cette limite de température, elle a lieu au moment de la deuxième division. L'auteur a également observé deux chromosomes dans le noyau haploïde. Nos cultures étaient conservées à la température du laboratoire, soit entre 17° et 20° C. D'après nos observations, la réduction chromatique se réalise toujours lors de la première division du noyau double. Celui-ci présente au premier stade de division, dans le nucléoplasme hyalin, quatre chromosomes (Pl. XLVII, Fig. 2), lesquels s'unissent par paire au stade de synapsis où l'on ne voit que deux gros chromosomes bivalents au milieu du fuseau achromatique (Pl. XLVII, Fig. 3). Puis, ils se divisent à nouveau (Pl. XLVII, Fig. 4, 7), et deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle (Pl. XLVII, Fig. 5). Les centrosomes et les fibrilles du fuseau peuvent être visibles dans certaines figures de mitose (Pl. XLVII, Fig. 3, 5, 7). La

deuxième division est équationnelle ; deux chromosomes apparaissent à la prophase et se divisent à la métaphase. KHARBUSH [70] a également constaté que le noyau double a quatre chromosomes et que la réduction a lieu lors de la première division nu cléaire.

Le tube promycélien se cloisonne, le plus souvent, en trois articles dont l'inférieur est continu avec la spore (Pl. XLVII, Fig. 8). Il arrive parfois qu'une spore donne deux ou trois rameaux promycéliens (Pl. XLVII, Fig. 10). Les cellules promycéliennes sont généralement uninucléées, quelquefois binucléées (Pl. XLVII, Fig. 9, 10). Elles peuvent contracter des anastomoses (Pl. XLVII, Fig. 11, 12), ou produire des sporidies (Pl. XLVII, Fig. 8-10), ou encore faire les deux à la fois (Pl. XLVII, Fig. 11). Chez les espèces précédentes où le promycélium est généralement cloisonné en quatre cellules, l'anse d'anastomose s'établit toujours, dans nos cultures, au niveau de la cloison supérieure et de l'inférieure, mettant ainsi en communication deux paires de cellules. Chez cet *Ustilago*, une anse peut se former au niveau de chacune des deux cloisons et la communication est réalisée entre les trois articles promycéliens (Pl. XLVII, Fig. 11). Parfois, deux anses d'anastomoses peuvent se former au niveau d'une même cloison (Pl. XLVII, Fig. 11). Les anses peuvent se développer en filaments, les noyaux des cellules anastomosées y émigrent (Pl. XLVII, Fig. 12).

Les sporidies se forment près des cloisons et au sommet du promycélium (Pl. XLVII, Fig. 8-11). Elles reçoivent un seul noyau qui se divise généralement au moment de la multiplication ou de la germination (Pl. XLVII, Fig. 13, 17), rarement avant la mise en liberté de la sporidie (Pl. XLVII, Fig. 10). Les sporidies se multiplient d'abord pendant un temps assez court par bourgeonnement, puis se développent en mycéliums plus ou moins ramifiés. Nous avons aussi observé des anastomoses entre les sporidies avec ou sans tube de communication, et le pas-

sage du noyau d'une cellule dans l'autre (Pl. XLVII, Fig. 15, 16).

Les jeunes filaments mycéliens sont minces, leurs cellules sont très longues et renferment un ou plusieurs noyaux, sans régularité (Pl. XLVII, Fig. 18). Les cultures prennent, en vieillissant, une teinte d'abord jaunâtre puis brunâtre au bout de trois mois. Les filaments changent considérablement d'aspect. Ils se rétrécissent en certains endroits et grossissent en d'autres où le protoplasme s'accumule et où se trouvent également les noyaux (Pl. XLVII, Fig. 19-21). Des cloisons se forment successivement séparant les deux sortes d'articles. Les parties rétrécies sont vides ; les articles élargis renferment un ou, le plus souvent, deux noyaux. Dans les articles uninucléés, le noyau peut se diviser encore de telle sorte qu'ultérieurement, tous les articles élargis contiennent deux noyaux (Pl. XLVII, Fig. 19). Ces articles se raccourcissent et s'arrondissent de plus en plus, et leur membrane s'épaissit et devient double à maturité (Pl. XLVII, Fig. 22-24). La morphologie externe de ces cellules est alors celle des chlamydospores naturelles. Seulement, elles sont de teinte plus pâle que ces dernières.

Plusieurs auteurs ont signalé la formation de chlamydospores de ce champignon parasite en culture artificielle. Ainsi SARTORIS [101], étudiant le développement et la physiologie de certaines Ustilaginées, a pu obtenir la formation de chlamydospores de cet *Ustilago* et la germination de ces spores. RUMP [97], plus tard, est parvenu aux mêmes résultats. SCHAFFNIT [102], étudiant la physiologie de la même espèce, a aussi obtenu la sporulation en culture artificielle, mais ses tentatives pour faire germer les spores ont échoué. Cependant, l'auteur reconnaît la parfaite ressemblance morphologique entre ces spores et les chlamydospores formées sur l'Orge. Si ces auteurs ont bien déterminé les conditions dans lesquelles ce champignon parasite peut se développer et compléter son cycle évolutif

saprophytiquement en culture artificielle, les phénomènes nucléaires qui auraient pu leur servir de contrôle leur ont échappé. Le fait le plus important que nous ayons observé, c'est la fusion des deux noyaux dans les cellules qui deviendront des spores (Pl. XLVII, Fig. 22, 23), fait qui rend incontestable l'équivalence de ces spores et des chlamydospores naturelles.

b) *Vacuome et cytome.*

Examinée sur le vivant, à l'aide d'une coloration vitale par le rouge neutre, la spore montre un vacuome représenté généralement par un certain nombre de petites vacuoles à contenu dense et coloré entièrement en rouge orangé. Parfois, on n'y trouve qu'une vacuole qui est alors assez grande et colorée en rose jaunâtre, avec à l'intérieur de petits corpuscules précipités et colorés en orangé foncé.

Lors de la germination de la spore, de petites vacuoles, préexistantes ou résultant d'une fragmentation des grandes, émigrent dans le tube promycélien et s'y développent par multiplication et hydratation. Après les cloisonnements du promycélium, chaque article contient une ou plusieurs vacuoles de taille variable (Fig. 6, A).

La transmission du vacuome d'une cellule promycélienne dans une sporidie a pu être suivie de près. Une sporidie très jeune est tout d'abord dépourvue de vacuome. De petites vacuoles provenant du vacuome préexistant de la cellule promycélienne s'y introduisent à mesure que la sporidie s'accroît.

Les petites vacuoles sont généralement colorées entièrement en rouge orangé par le rouge neutre, et en violet par le bleu de crésyl; celles qui sont relativement grandes renferment, dans un milieu vacuolaire incolore, des endochromidies orangées ou violacées selon le colorant employé. Dans les cellules âgées, quelques vacuoles se colorent, par les mêmes colorants, en rose jaunâtre ou en violet

pâle et peuvent ou non renfermer quelques endochromidies métachromatiques.

Lorsque la sporidie germe, son vacuome se développe par multiplication. Le jeune filament mycélien présente de nombreuses petites vacuoles animées de mouvements actifs. Avec le vieillissement du mycélium, les vacuoles

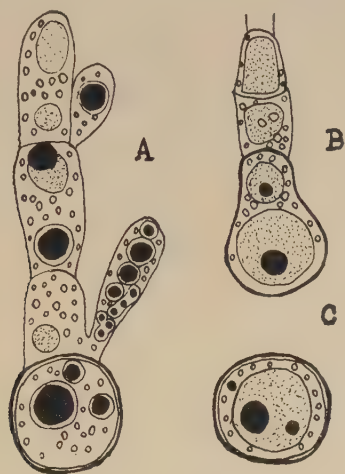


FIG. 6. — *Ustilago Hordei*. Coloration vitale du vacuome par le rouge neutre; le rouge orangé est représenté en noir, le rose jaunâtre est en pointillé; les petits corpuscules incolores peuvent être des cytosomes ou des liposomes. A, promycélium; B, formation de spore; C. spore, formée en culture.

deviennent plus grandes. Les articles élargis du mycélium âgé, destinés à la formation des spores, renferment souvent de grandes vacuoles (Fig. 6, B). Mais dans les spores formées, le vacuome est généralement représenté par un certain nombre de petites vacuoles condensées; on y trouve parfois une seule grande vacuole centrale (Fig. 6, C). La métachromasie est constante pendant tout le développement de ce champignon.

Dans les préparations fixées et colorées suivant la méthode de Regaud, les vacuoles sont généralement

représentées par des lacunes incolores (Fig. 7, B, D). On trouve assez souvent des corpuscules précipités à l'intérieur de ces lacunes (Fig. 7, A, C). Ils sont colorés en noir par l'hématoxyline et ont des dimensions variables.

Les cytosomes sont généralement petits et sphériques,

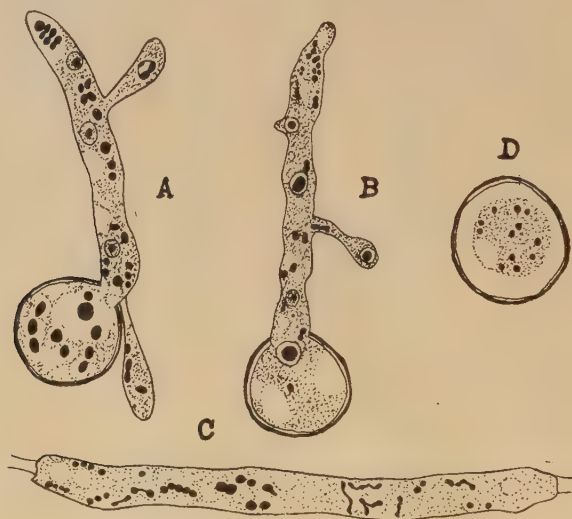


FIG. 7. — *Ustilago Hordei*. Matériel traité au Regaud montrant les cytosomes et les endochromidies intravacuolaires aux divers stades du champignon en culture. A et B, germinations ; C, mycélium âgé ; D, spore formée en culture.

parfois un peu allongés en petits bâtonnets (Fig. 7, A-D), très rarement en courts filaments flexueux (Fig. 7, C). Leur multiplication est intense pendant le développement du mycélium. De nombreuses figures de bipartition ont été observées. Il y a souvent un étirement à la fin de la bipartition, ce qui donne une figure en haltère.

La transmission de cytome d'une cellule promycélienne dans une sporidie se fait également par migration des éléments préexistants (Fig. 7, B). Les cytosomes de la sporidie se multiplient lors de la germination de celle-ci et constituent ainsi le point de départ de tout le système du cytome du mycélium et des spores.

c) *Ergastome*.

Cette formation comprend l'ensemble des corpuscules lipidiques appelés aussi grains osmiophiles. Ces éléments naissent *de novo* dans le protoplasme comme produits de phénomènes métaboliques et n'ont pas toujours une constitution identique.

Les très jeunes tubes promycéliens ne présentent que



FIG. 8. — *Ustilago Hordei*. Corpuscules lipidiques colorés en noir par l'acide osmique ; A, germination ; B, filament mycélien.

très peu ou même pas d'éléments lipidiques. Ceux-ci apparaissent tout d'abord sous l'aspect de petits points brillants. Lorsqu'ils ont acquis un certain volume, ils peuvent se fusionner entre eux et donner ainsi naissance à des corpuscules sphériques de grosseurs variées.

Sur le vivant, ces éléments lipidiques se distinguent généralement par leur forte réfringence. Mais, lorsque la substance lipidique est mélangée, en proportion variable, à des protides, la réfringence change. Dans ce cas, l'ergastome ne peut être mis en évidence qu'à l'aide de l'acide osmique. Sous l'action de ce réactif, tous les éléments lipidiques noircissent tandis que les autres éléments cytoplas-

miques restent incolores. Ils sont petits et peu nombreux dans les cellules jeunes, plus grands et plus nombreux dans les cellules adultes (Fig. 8, A, B).

Cependant, certains fixateurs qui renferment de l'acide osmique, par exemple le Flemming, ne permettent pas une observation exclusive de l'ergastome, car les corpuscules lipidiques, déjà brunis par l'acide osmique et retenant d'autre part plus ou moins l'hématoxyline, sont très facilement confondus avec les cytosomes.

5. *Ustilago violacea* (Pers.) Fuckel.

Ce champignon se développe sur un grand nombre de Caryophyllées. L'organe femelle est généralement castré de bonne heure et reste rudimentaire. Les anthères peuvent atteindre leur taille normale, mais les sacs polliniques sont finalement le siège de la sporulation du champignon. Nous avons rencontré ce parasite sur le *Dianthus Carthusianorum*, *D. monspessulanus*, *D. deltoïdes*, *Silene inflata*, *Lychnis dioica* et *L. Flos-Cuculi*.

L'action du parasite est surtout intéressante sur le *Lychnis dioica*. Les fleurs femelles envahies par ce champignon prennent l'apparence de fleurs hermaphrodites. Le développement du pistil est arrêté, tandis que les rudiments de l'organe mâle qui existent normalement dans les fleurs femelles s'hypertrophient, le parasite s'y développe, détruit les cellules destinées à évoluer en grains de pollen et les remplace par des spores qui sont mises en liberté par une déhiscence normale des sacs polliniques.

Chez le *Silene inflata*, nous avons observé que le calice des fleurs parasitées prend une teinte rougeâtre.

A. — Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

La chlamydospore est ornée extérieurement d'un réseau saillant. Le noyau double peut avoir une position centrale ou périphérique (Pl. XLVII, Fig. 25). Il est assez gros, arrondi, nucléolé, et entouré d'une membrane fine. La chromatine est à l'état diffus dans le nucléoplasme qui se colore en gris plus ou moins foncé. La première division nucléaire se fait toujours dans la spore, avant ou après la production du tube promycélien (Pl. XLVII, Fig. 26-30).

Généralement, l'un des deux noyaux-fils passe dans le tube promycélien avant d'effectuer la deuxième division (Pl. XLVII, Fig. 31); parfois les deux noyaux se divisent, pour la deuxième fois, dans la spore (Pl. XLVII, Fig. 32). Leurs divisions peuvent être simultanées ou successives. Le noyau qui passe dans le tube promycélien se divise généralement avant celui qui reste dans la spore.

HARPER [63] a étudié l'évolution nucléaire pendant la germination de ce champignon, mais il n'a pas pu déterminer le nombre des chromosomes. La présence des centrosomes lui a également échappé. Nous avons observé quatre chromosomes au premier stade de la division du noyau double (Pl. XLVII, Fig. 26). Ils entrent ensuite en synapsis et forment deux gros chromosomes bivalents à la métaphase (Pl. XLVII, Fig. 27), puis se divisent à nouveau, et deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle du fuseau où se trouve un centrosome (Pl. XLVI, fig. 28). La réduction chromatique a lieu lors de la première division; la deuxième est équationnelle.

Le promycélium est généralement cloisonné en trois, rarement en quatre cellules (Pl. XLVII, Fig. 35, 36). Il se détache facilement et souvent de bonne heure de la spore. Une spore peut donner naissance à plusieurs promycéliums,

en même temps (Pl. XLVII, Fig. 33) ou successivement, à mesure que les plus vieux se détachent. C'est le noyau resté dans la spore qui fournit des noyaux aux promycéliums qui se succèdent.

Le promycélium produit à son sommet et près des cloisons, des sporidies, avant ou après son détachement de la spore (Pl. XLVII, Fig. 35, 36). Le noyau de la cellule promycélienne se divise pour fournir un noyau-fils à la sporidie. Parfois, le fuseau mitotique s'établit dans le col entre la cellule promycélienne et la jeune sporidie (Pl. XLVII, Fig. 36).

Les sporidies, qui se multiplient indéfiniment par bourgeonnement (Pl. XLVII, Fig. 39), n'ont pas donné de mycélium dans nos cultures qui ont été conservées pendant douze mois.

Nous avons observé des anastomoses variables mais peu nombreuses, entre deux sporidies (Pl. XLVII, Fig. 40), entre deux cellules appartenant à deux promycéliums différents (Pl. XLVII, Fig. 42), ou entre une sporidie et une cellule promycélienne (Pl. XLVII, Fig. 41). Elles se réalisent grâce à la formation d'un petit tube de communication. HARPER [63] voit dans ces anastomoses un caractère végétatif dû à l'affaiblissement des sporidies, car celles-ci se multiplient rapidement par bourgeonnement et ne se fusionnent pas dans les cultures riches, mais elles s'anastomosent dans les vieilles cultures pauvres en nourriture.

b) *Vacuome et cytome.*

La spore contient plusieurs petites vacuoles ou une seule, plus grande. Celle-ci est souvent centrale et sphérique, parfois en forme de croissant ou irrégulière. Elle peut être très volumineuse et occuper une grande partie de la spore.

Sous l'action du rouge neutre, les petites vacuoles se

colorent entièrement en rouge, homogène ; le bleu de crésyl les colore en bleu. Dans les grandes vacuoles, il se précipite dans un suc vacuolaire incolore ou faiblement coloré, une ou plusieurs endochromidies, rouges ou bleues selon le colorant employé.

Au moment de la germination, si la spore ne renferme qu'une grande vacuole, celle-ci se fragmente en donnant beaucoup de petites vacuoles. Le déversement du protoplasme dans le tube promycélien en croissance y entraîne ces dernières. Elles se développent et se multiplient à mesure que le promycélium s'accroît.

Dans le promycélium adulte et cloisonné, chaque article est pourvu d'un vacuome représenté généralement par une grande vacuole centrale accompagnée ou non de quelques petites. Lorsque la cellule promycélienne produit un petit bourgeon qui deviendra une sporidie, on peut toujours assister à la transmission du vacuome de la cellule promycélienne dans le bourgeon. Le plus fréquemment, de petites vacuoles préexistant dans la cellule promycélienne ou résultant d'une fragmentation de vacuoles plus grandes, émigrent dans le bourgeon pendant son développement. La transmission du vacuome de sporidie en sporidie lorsque celle-ci se multiplie par bourgeonnement, se réalise généralement aussi par migration de petites vacuoles de la sporidie mère dans le bourgeon. Nous avons également observé l'envoi d'un bourgeon vacuolaire par une grande vacuole de la sporidie mère dans le petit bourgeon (Fig. 9, A, B, C) qui deviendra une nouvelle sporidie. Pierre DANGEARD [34 bis] a décrit un phénomène semblable dans la formation de conidies chez *Penicillium* et dans le bourgeonnement des Levures.

Dans les préparations fixées et colorées suivant la méthode de Regaud, on trouve partout des cytosomes noirs. Ils affectent toujours l'aspect de granules sphériques ou ovoïdes, mais jamais celui de bâtonnets ou de filaments (Fig. 9, D-F). Les vacuoles de toutes dimensions apparais-

sent le plus souvent comme des lacunes incolores. Parfois, on rencontre un ou plusieurs précipités à l'intérieur d'une vésicule vacuolaire (Fig. 9, E, F). Ces corpuscules se colorent également en noir par l'hématoxyline après fixation

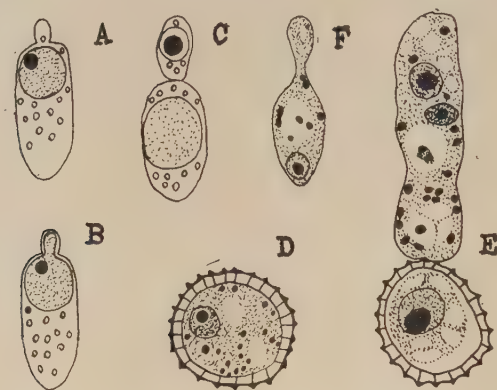


FIG. 9. — *Ustilago violacea*. A, B et C, stades du bourgeonnement d'une sporidie montrant la transmission du vacuome coloré vitalement par le rouge neutre ; le rouge est en noir et le rose en pointillé, les petits granules incolores peuvent être des cytosomes ou des liposomes. D, E et F, coloration en noir (Regaud) des cytosomes et des endochromidies intravacuolaires dans une spore, dans un tube promycélien et dans une sporidie en voie de bourgeonnement.

au Regaud et ressemblent fort aux cytosomes. On les distingue généralement par leur position intravacuolaire ; les cytosomes se trouvent toujours dans le protoplasme.

B. — Étude du champignon sur la plante hôte.

Les Caryophyllées parasitées que nous avons étudiées ont été les suivantes : *Dianthus monspessulanus*, *D. Carthusianorum*, *Silene inflata* et *Lychnis dioica*. Nos observations ont porté particulièrement sur les boutons floraux à divers stades de leur développement et provenant de pieds malades.

Les hyphes mycéliennes se rencontrent un peu partout dans les différentes parties de la fleur, mais plus abondamment dans les organes de reproduction.

Les filaments mycéliens sont beaucoup plus chromophiles que les cellules hospitalières et ils sont encore noirs quand la différenciation de la coloration est juste au point pour ces dernières. Ils circulent soit dans les espaces intercellulaires, soit dans les cellules elles-mêmes. Ils peuvent être simples ou ramifiés, et de dimensions variables. De place en place, on trouve des suçoirs de diverses formes ; le plus souvent globuleux, piriformes, parfois irréguliers, rarement découpés en lobes ou ramifiés (Pl. XLVIII, Fig. 3-8). Ils entrent dans les cellules généralement par simple effraction, quelquefois par invagination (Pl. XLVIII, Fig. 3). Dans ce dernier cas, on peut voir une zone claire entre le champignon et le protoplasme de la cellule hospitalière. Une fois entré dans la cellule, le filament circule librement dans le protoplasme. Il peut s'approcher du noyau, l'entourer et même y pénétrer (Pl. XLVIII, Fig. 6).

La structure du mycélium ne peut être observée que dans les préparations très décolorées. Les cellules mycéliennes sont uni- ou plurinucléées sans régularité. Les noyaux sont généralement très petits et ont l'aspect de corpuscules chromatiques avec un contour hyalin. Quand ils sont relativement gros, on peut voir leur structure normale avec nucléole, nucléoplasme et membrane bien distincts (Pl. XLVIII, Fig. 7). Les suçoirs présentent ou un deux noyaux, parfois trois. Le protoplasme du champignon est toujours très chromophile.

La formation des chlamydospores a été étudiée et décrite pour la première fois par P.-A. DANGEARD [26]. Dans les très jeunes anthères, le mycélium est peu abondant et localisé à la place des futurs sacs polliniques. La plupart des cellules de l'organe parasité sont encore en pleine activité, les divisions nucléaires se font normalement ; quelques cellules seulement entrent en dégénérescence

(Pl. XLVIII, Fig. 9-10). Dans les sacs polliniques différenciés, beaucoup de cellules mères sont atteintes par le parasite : leur contenu s'altère et finit par disparaître.

Les filaments mycéliens qui doivent sporuler, se multiplient dans les sacs polliniques, et leur membrane devient épaisse et gélatineuse. Il se forme plus tard un nombre indéterminé de pelotons (Pl. XLVIII, Fig. 11-12). Le protoplasme du champignon est, à ce moment, très dense et on peut à peine distinguer les noyaux. Puis, les hyphes se cloisonnent en articles irréguliers renfermant chacun deux petits noyaux (Pl. XLVIII, Fig. 13). Ceux-ci sont parfois en train de se fusionner. Les articles s'arrondissent de plus en plus et les deux noyaux se fusionnent. Ce sont les jeunes spores. Elles grossissent graduellement, et leur membrane se double et s'orne d'un réseau à la maturité.

C. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

Les modifications pathologiques qui se produisent dans les cellules hospitalières peuvent être plus facilement observées dans les organes de reproduction, surtout dans les anthères. Le mycélium est peu abondant dans les autres parties florales.

a) Nucléome.

Le noyau normal de la cellule hospitalière a un contour plus ou moins arrondi et renferme un ou plusieurs nucléoles très chromatiques. Le nucléoplasme prend généralement une coloration homogène en gris plus ou moins foncé.

À côté des cellules altérées, d'autres cellules manifestent encore une vie normale, quelques-unes présentent des stades de division nucléaire. Nous avons compté le nombre des chromosomes dans les jeunes fleurs saines et parasitées de *Lychnis dioica* et nous avons constaté que le nombre diploïde est de douze dans les deux cas, comme

l'a indiqué SYKES [110] dans le noyau normal. L'action parasitaire n'a donc pas d'influence sur le nombre des chromosomes.

L'altération du noyau peut avoir lieu plus ou moins tôt par rapport à l'envahissement du parasite. Dans certains cas, le premier signe de modification s'observe même avant que le mycélium se soit approché de la cellule. Dans d'autres cas, aucun changement pathologique n'est encore visible alors que le champignon a déjà pénétré à l'intérieur de la cellule (Pl. XLVIII, Fig. 3, 6). Généralement, la vie normale de la cellule hospitalière arrive à son terme quand le mycélium circule autour d'elle ou perce la membrane cellulaire.

La dégénérescence du noyau commence souvent par une perte graduelle de la chromophilie et par une diminution de volume. Les nucléoles et la membrane disparaissent à un moment variable (Pl. IL, Fig. 2, 4, 5, 7). Plus fréquemment, l'altération du noyau est caractérisée par la formation d'amas irréguliers de substance chromatique qui persiste plus ou moins longtemps et finit par disparaître (Pl. XLVIII, Fig. 9-10). Parfois, la vie du noyau est arrêtée au cours d'une division, c'est ainsi qu'on peut trouver des stades de mitose dans certains noyaux altérés (Pl. XLVIII, Fig. 10).

b) *Cytoplasme.*

Dans une cellule-mère primordiale d'une très jeune anthère, le cytoplasme paraît dense et homogène. La méthode de Regaud y révèle la présence d'un très grand nombre de petits éléments colorés en noir par l'hématoxyline. Ils affectent des formes variées : les uns en fins granules sphériques, les autres en petits bâtonnets fins (Fig. 10, A).

A un stade un peu plus avancé (Fig. 10, B), les vacuoles sont visibles sous l'aspect de lacunes incolores de toutes grosseurs. Le cytoplasme est rétracté autour du noyau et en trabécules entourant les vacuoles. Il est encore rempli

de petits éléments qui sont alors exclusivement en courts bâtonnets assez gros et disposés en chaînettes autour du noyau et des vacuoles. Le cytome et le plastidome restent jusque-là confondus sous le même aspect.

La différenciation morphologique de ces deux systèmes s'est réalisée dans une cellule-mère plus développée (Fig. 10,

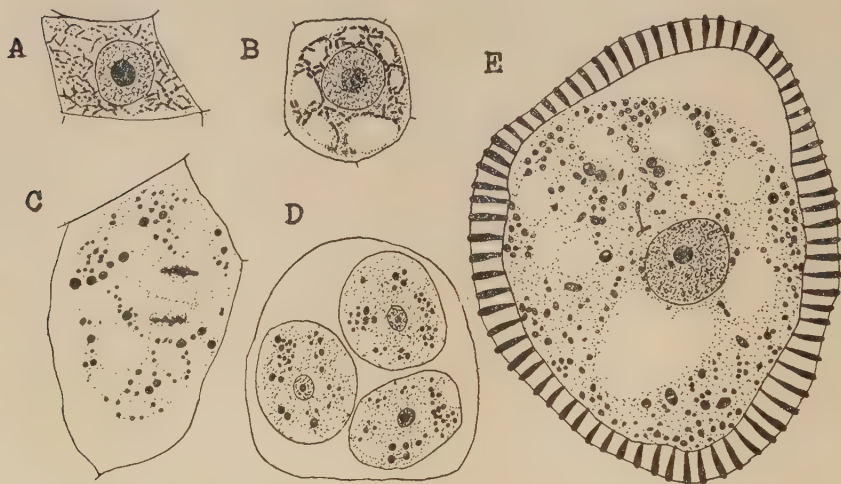


FIG. 10. — *Lychnis dioica*. Evolution du plastidome et du cytome dans le développement des grains de pollen : A et B, cellules primordiales ; C, cellule-mère ; D, tétrade ; E, grain de pollen mûr (Regaud).

C) où les cytosomes affectent toujours la forme de granules sphériques, plus gros que ceux de la cellule primordiale, alors que les jeunes plastes sont représentés par des corpuscules de plus grandes dimensions et de forme plus ou moins arrondie.

Au stade de tétrade (Fig. 10, D), les éléments des deux systèmes sont répartis entre les quatre jeunes grains de pollen. Ils se multiplient et se développent au cours de l'accroissement de ces derniers ; dans un grain de pollen à peu près mûr (Fig. 10, E), le plastidome est constitué par de nombreux jeunes leucoplastes et amyloplastés de formes

et de dimensions variées tandis que les cytosomes conservent l'aspect de granules sphériques.

Dans une anthère parasitée, les cellules-mères primordiales s'altèrent plus ou moins tôt, généralement avant la différenciation morphologique des éléments cytoplasmiques. La multiplication de ces éléments paraît être arrêtée par la présence du parasite car ils sont sensiblement moins nombreux dans les cellules d'une anthère parasitée que dans celles d'une anthère saine (Fig. 11, A). Dans une cellule altérée, leur chromophilie diminue et ils dispa-



Fig. 11. — *Lychnis dioica*. Cellules-mères primordiales altérées (Regaud).

raissent les uns après les autres à mesure que le cytoplasme dégénère (Fig. 11, B, C).

Quelques cellules mères primordiales peuvent cependant se développer jusqu'à un stade plus avancé, mais elles ne se divisent jamais en tétrades. Dans ces cellules plus développées, on peut constater que le plastidome est plus ou moins modifié (Fig. 11, D). Il n'est représenté que par un petit nombre de jeunes leucoplastes. Aucun amyloplaste n'a été observé dans les cellules d'une anthère parasitée.

Le cytoplasme en dégénérescence diminue graduellement de densité et se raréfie, ou bien il se contracte irrégulièrement (Fig. 11, B, C, Pl. XLVIII, Fig. 6, 10). Souvent, il se transforme en amas irréguliers et très chromatiques qui masquent tous les éléments cellulaires (Pl. XLVIII, Fig. 9, 10). Après la destruction complète de la cellule, ces amas chromatiques peuvent persister longtemps parmi les

hyphes mycéliennes du champignon (Pl. XLVIII, Fig. 11). Les chlamydospores remplissent finalement toute la cavité de l'anthere, à la place des grains de pollen.

6. *Ustilago longissima* (Sow.) Tul.

Cette espèce a été récoltée sur *Glyceria aquatica* à Fontainebleau en juin 1932. Le parasite produit sur les feuilles de la plante hospitalière, parallèlement à leurs nervures, des lignes noires plus ou moins longues, constituées par des chlamydospores mûres. Ces lignes sont d'abord blanchâtres sur les feuilles très jeunes. Elles deviennent ensuite grises, convexes, et finalement noires, sur les feuilles développées. A la maturité des spores, l'épiderme de la feuille s'ouvre au niveau de ces lignes et laisse échapper les spores. Celles-ci ont une membrane double et lisse.

A. — Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

Les spores germent abondamment 12 heures après l'ensemencement. Au moment de la germination, il se produit un petit tube promycélien. Après avoir atteint une certaine longueur, au lieu de se cloisonner transversalement, il s'étrangle à sa partie inférieure en donnant un article terminal qui se détache et constitue directement une sporidie (Pl. L, Fig. 8-10). Il n'y a jamais formation de promycélium proprement dit. Après la mise en liberté d'une première sporidie, une seconde se forme de la même manière ; ainsi la spore produit successivement toute une série de sporidies par allongement et étranglement répétés d'un petit tube promycélien. Celui-ci ressemble à un stérigmate ; BAUCH [4] lui a même donné ce nom. Quel-

quefois, mais rarement, une spore donne deux tubes germinatifs dont chacun produit des sporidies suivant la manière particulière de cette espèce (Pl. L, Fig. 11).

Le noyau de la spore se présente souvent comme un corpuscule chromatique entouré d'une petite zone claire. Le contour n'est pas nettement délimité, la membrane nucléaire étant invisible.

Etant donné le mode particulier de germination, le comportement nucléaire diffère sensiblement de celui des espèces précédentes. La première division du noyau a lieu dans la spore, et généralement avant la production du tube germinatif (Pl. L, Fig. 2-4). Le noyau double présente quatre chromosomes qui se trouvent appariés à la métaphase (Pl. L, Fig. 2). Ensuite, ils se séparent à nouveau en deux groupes de deux chromosomes qui se dirigent vers les deux pôles (Pl. L, Fig. 3). La réduction chromatique se réalise donc lors de la première division.

Après la production du tube germinatif, l'un des deux noyaux-fils s'y introduit tandis que l'autre reste dans la spore. Les sporidies sont généralement uninucléées (Pl. II, Fig. 8-10). Mais leur noyau peut se diviser avant ou après la mise en liberté de la sporidie et celle-ci peut ainsi renfermer deux noyaux (Pl. L, Fig. 5-7, 12, 13).

BAUCH [4] a constaté que les deux premières sporidies sont binucléées alors que les suivantes sont uninucléées. D'après nos observations, chaque sporidie ne reçoit qu'un noyau fourni par la spore. L'état uni- ou binucléé d'une sporidie dépend seulement de la division tardive ou précoce de son noyau.

L'un des deux noyaux-fils résultant de la première division est resté dans la spore, il s'y divise chaque fois pour fournir un noyau-fils à la sporidie en formation, tandis que le second noyau-fils reste dans la spore. Cette division nucléaire peut parfois avoir lieu avant la mise en liberté de la sporidie précédente (Pl. L, Fig. 8). Nous avons souvent rencontré des spores sans noyau auxquelles était

attachée une sporidie nucléée en formation. Il est très probable que ce fait marque la fin de la production de sporidies pour cette spore.

Les sporidies, en germant, s'allongent en filaments simples renfermant un ou plusieurs noyaux (Pl. L, Fig. 14). Ces filaments produisent par bourgeonnement des sporidies secondaires à leurs extrémités, ou bien ils se développent davantage, se ramifient et se cloisonnent en articles uni- ou plurinucléés (Pl. L, Fig. 15). Ces filaments mycéliens peuvent également produire des sporidies secondaires soit à leur extrémité, soit comme rameaux latéraux. Elles se détachent facilement et peuvent bourgeonner en donnant d'autres sporidies. Les sporidies secondaires sont généralement plus longues que les sporidies primaires provenant du tube promycélien et renferment un ou plusieurs noyaux, sans régularité.

B. — Étude du champignon sur la plante hôte.

Dans les coupes transversales d'une très jeune feuille portant des lignes blanchâtres et courtes, on constate que le mycélium se trouve un peu partout. Mais il se développe plus abondamment à certains endroits où les hyphes forment des colonies plus ou moins denses qui constituent des masses sporifères fondamentales.

Les hyphes sont inter- ou intracellulaires. Elles entrent dans les cellules hôte par simple pénétration. Leurs articles renferment le plus souvent deux noyaux, parfois un ou trois. SEYFERT [104] a signalé et figuré la présence d'anses d'anastomose au niveau des cloisons du mycélium ; nous n'en avons pas observé dans nos préparations.

La présence de suçoirs chez *Ustilago longissima* a été signalée par Fischer von WALDHEIM [115]. Ils sont simplement renflés, irréguliers ou lobés (Pl. II, Fig. 3-6).

Ils entrent dans la cellule par effraction de la membrane, s'approchent du noyau, s'appliquent sur lui ou pénètrent à son intérieur. Ils présentent un ou deux noyaux.

Dans les coupes transversales de la feuille, les masses mycéliennes s'accroissent en largeur mais cette largeur ne dépasse cependant pas une certaine limite de telle sorte que les masses voisines et parallèles n'arrivent jamais en contact et ne se confondent pas. En réalité, le développement des masses mycéliennes est localisé dans les tissus entre les faisceaux libéro-ligneux qui parcourent parallèlement la feuille, et leur croissance dans le sens latéral de la feuille est toujours limitée par deux faisceaux sur les deux côtés (Pl. IL, Fig. 1). Ce fait démontre que les tissus libéro-ligneux résistent parfaitement à l'invasion du parasite.

Par contre, le développement en longueur de ces masses mycéliennes, parallèlement aux nervures de la feuille, paraît indéfini, et plusieurs masses rapprochées et situées entre les deux mêmes nervures, peuvent s'unir en une seule d'une grande longueur. Ainsi, à la maturité du champignon, les lignes noires sur la feuille peuvent atteindre une longueur considérable.

La formation des spores est localisée dans les masses mycéliennes (Pl. IL, Fig. 7-10). Elle commence par le centre, partie la plus âgée de la masse. SCHMITZ [103] a trouvé plusieurs noyaux dans les cellules du mycélium de cet *Ustilago* avant la sporulation. Nous avons observé que les hyphes sporifères sont minces et renferment généralement deux noyaux, parfois un seul ou plusieurs (Pl. IL, Fig. 11). Quelquefois, les filaments s'enroulent et se cloisonnent en petits articles irréguliers uni- ou binucléés (Pl. IL, Fig. 6, 11). Ces articles se dissocient, puis grossissent et s'arrondissent pour prendre finalement la forme d'une spore (Pl. IL, Fig. 10). La membrane s'épaissit et se double.

La fusion nucléaire peut avoir lieu assez tôt, dans les

petits articles irréguliers, ou plus tard, quand ceux-ci ont déjà acquis une certaine grosseur et un contour sphérique.

C. — **Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.**

Le noyau normal a un contour plus ou moins arrondi. Il renferme un ou plusieurs nucléoles et une substance chromatique très abondante et diversement condensée (Pl. IL, Fig. 7-8). L'altération nucléaire commence par l'accumulation de substance chromatique en masses irrégulières dans la cavité nucléaire (Pl. IL, Fig. 8). L'ensemble du noyau se transforme plus tard en une seule masse très chromophile, qui se déforme, diminue et finit par disparaître. La dégénérescence du noyau peut se traduire par la disparition successive de la membrane, des nucléoles, de la substance chromatique, et du nucléoplasme (Pl. IL, Fig. 4-5). Parfois, le noyau paraît écrasé sous la force mécanique du parasite (Pl. IL, Fig. 7), les débris disparaissent finalement.

Les cytosomes et les jeunes plastes dégénèrent, il y a diminution de leurs dimensions et de leur chromophilie, ils disparaissent avec le cytoplasme (Pl. IL, Fig. 10).

Des débris du tissu hospitalier se trouvent souvent massés à la périphérie des colonies mycéliennes. Les cellules des quelques assises entourant une masse mycélienne sont généralement aplaties sous la pression du développement de cette dernière.

*
* *
*

II. — **Genre *Sphacelotheca* Deby.**

Ce genre diffère du précédent surtout par la présence d'une membrane qui enveloppe la masse pulvérulente des

spores à la maturité et qui est constituée principalement par des cellules stériles du champignon. La columelle centrale est généralement formée par les résidus du tissu hospitalier ; des hyphes stériles du champignon entrent parfois également dans sa composition. La formation des spores prend une direction centripète plus ou moins marquée.

M. le Dr REED nous a envoyé des chlamydospores de deux espèces ; nous en avons étudié la germination et le développement en culture.

7. *Sphacelotheca Sorghi* (Lk.) Clint.

Ensemencées dans les cellules Van Tieghem, les spores germent abondamment au bout de 12 heures. La membrane est double et lisse. Le noyau de la spore est relativement gros et présente une structure facile à observer (Pl. L, Fig. 16). Il se compose d'un nucléole fortement coloré, de substance chromatique en granules, ou à l'état diffus dans le nucléoplasme, et d'une membrane extrêmement fine qui enveloppe l'ensemble.

La première division du noyau double de la spore a souvent lieu à l'intérieur de la spore même avant la production du tube promycélien (Pl. L, Fig. 17) ; quelquefois, elle s'effectue dans la spore quand le tube a atteint une certaine longueur. D'autres fois, le noyau double passe dans le tube germinatif et s'y divise pour la première fois (Pl. L, Fig. 20-21).

Quatre chromosomes apparaissent à la prophase (Pl. L, Fig. 21), on les voit plus tard se disposer en deux paires qui s'éloignent l'une de l'autre et se dirigent dans deux directions opposées (Pl. L, Fig. 17). Le fuseau achromatique et les centrosomes n'étaient pas nettement visibles.

Si la première division du noyau double se fait dans la spore, avant ou après la production du tube promycélien, l'un des deux noyaux-fils passe dans ce dernier et l'autre

reste dans la spore. Les deux noyaux se divisent simultanément (Pl. L, Fig. 19) ou successivement, l'un dans le tube promycélien, l'autre dans la spore. Parfois, nous avons pu observer la division, à l'intérieur de la spore, de l'un ou des deux noyaux-fils avant même que la germination du tube promycélien ait commencé (Pl. L, Fig. 18).

Le promycélium se cloisonne généralement en trois, quelquefois en quatre articles dont chacun renferme un seul noyau. Dans le cas d'une germination qui donne trois articles uninucléés avec la spore dépourvue de noyau, on peut penser que l'un des deux noyaux-fils résultant de la première division ne s'est pas divisé jusque-là pour la deuxième fois. Il ne se divisera qu'au moment de la production d'une sporidie par la cellule qui le renferme. Très fréquemment, une spore produit plusieurs rameaux promycéliens (Pl. L, Fig. 22).

Les sporidies naissent à l'extrémité du promycélium et au voisinage des cloisons transversales (Pl. L, Fig. 22). Pendant la formation d'une sporidie, le noyau de la cellule promycélienne se divise pour fournir un noyau-fils à cette dernière. Quelquefois, le noyau de la cellule promycélienne ne se divise pas, il pénètre dans la sporidie en laissant la cellule-mère dépourvue de noyau et qui se vide. Chaque cellule promycélienne ne donne en général qu'une seule sporidie à la fois, rarement, elle peut en produire deux en même temps. Après la mise en liberté de la sporidie, il reste au point d'attache une petite protubérance ressemblant à un stérigmate. Les sporidies se multiplient par bourgeonnement, généralement après, parfois avant, leur mise en liberté.

Au lieu de produire des sporidies comme d'habitude, le promycélium peut se développer directement en filament mycélien (Pl. L, Fig. 23). Les petits rameaux latéraux produisent des sporidies secondaires terminales par bourgeonnement.

Des anastomoses ont été observées entre cellules pro

mycéliennes par la formation d'une anse, et entre sporidies, au moyen d'un petit tube de communication (Pl. L, Fig. 23-24). Le noyau d'une cellule passe dans l'autre. Les sporidies anastomosées peuvent se développer indépendamment l'une de l'autre en filaments mycéliens.

Les sporidies sont d'abord uninucléées. Leur noyau se divise plus ou moins tôt, une ou plusieurs fois, et elles deviennent ainsi plurinucléées (Pl. L, Fig. 25-27). En germant, elles se développent en filaments mycéliens plus ou moins ramifiés (Pl. L, Fig. 28).

Les filaments mycéliens adultes qui se sont produits dans nos cultures en cellules Van Tieghem, sont constitués par des articles plus ou moins longs, mais ne renfermant qu'un ou deux noyaux (Pl. L, Fig. 29). Dans les cultures de trois jours, ils présentent déjà des aspects de vieillissement ; le cytoplasme et les noyaux s'accumulent dans certaines parties du filament et des cloisons se forment séparant celles-ci des articles vides (Pl. L, Fig. 30).

8. *Sphacelotheca cruenta* Kühn.

Ce champignon se trouve également sur le Sorgho. Les spores ensemencées en gouttes pendantes germent facilement dans les 12 heures. La spore de cette espèce diffère de celle de la précédente par son exospore finement échinulé.

Le noyau de la spore occupe généralement une position centrale. Il se divise pour la première fois, soit à l'intérieur de la spore avant ou après la production du tube promycélien (Pl. L, Fig. 31-33), soit dans celui-ci où il se transporte après la germination (Pl. L, Fig. 34).

Le nombre des chromosomes est également de quatre pour le noyau diploïde de cette espèce. Après le stade de synapsis (Pl. L, Fig. 31), ils se séparent et deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle du fuseau (Pl. L,

Fig. 32) pour y constituer un noyau-fils. Celui-ci est à l'état haploïde ; la réduction chromatique a toujours lieu lors de la première division nucléaire.

Si la première division se fait à l'intérieur de la spore, l'un des deux noyaux-fils passe dans le tube promycélien tandis que l'autre reste pendant quelque temps dans la spore (Pl. L, Fig. 35). Le moment et l'endroit où les deux noyaux-fils se divisent sont également assez variables.

Le promycélium se cloisonne généralement en quatre cellules dont chacune renferme un noyau. La cellule inférieure est en continuité avec la spore (Pl. L, Fig. 36-37). Chaque cellule promycélienne peut donner une sporidie, parfois deux à la fois (Pl. L, Fig. 36). La cellule supérieure donne généralement une sporidie terminale, les autres produisent des sporidies latérales au voisinage des cloisons. La sporidie est portée sur une petite protubérance ressemblant à un stérigmate qui est nettement visible après la mise en liberté de la sporidie (Pl. L, Fig. 37). Elle reçoit de la cellule promycélienne un seul noyau résultant d'une division du noyau de cette dernière. Les sporidies peuvent se multiplier par bourgeonnement.

Des anastomoses peuvent s'effectuer entre cellules promycéliennes ou entre sporidies (Pl. L, Fig. 37-38). Dans le premier cas, il se produit au niveau d'une cloison transversale du promycélium un petit tube qui met deux cellules voisines en communication. Le tube s'allonge en filament et les deux noyaux s'y engagent. L'anastomose entre deux sporidies est généralement réalisée grâce à la formation d'un petit tube de communication reliant les deux cellules en un point quelconque.

La sporidie peut se développer en un filament mycélien plus ou moins ramifié (Pl. L, Fig. 40). Quand il est jeune, il renferme un nombre variable de noyaux, mais il est dépourvu de cloisons. Il s'allonge et se cloisonne plus tard en donnant de longs articles uni- ou plurinucléés (Pl. L, Fig. 41).

Au bout de trois jours, le protoplasme du filament se rétracte en articles plus courts en laissant des segments vides et rétrécis (Pl. I, Fig. 42). La membrane des articles est épaissie.

FAMILLE DES *TILLETIACEAE* SCHRÖT

III. — Genre *Tilletia* Tul.

Les *Tilletia* ne diffèrent des *Ustilago* que par leur mode de germination. Nous avons étudié une seule espèce de ce genre, le *T. Tritici*.

9. *Tilletia Tritici* (Bjerk.) Wint.

Ce champignon est bien plus fréquent que le *T. levis* qui attaque également le Blé et produit la carie. Il diffère du second par la présence d'une ornementation réticulée à la surface de la spore.

La croissance des pieds atteints par le parasite est généralement ralentie ; leurs chaumes sont plus courts. Après l'épiage et surtout lorsque les grains approchent de la maturité, on peut reconnaître plus facilement les épis malades par leurs épillets plus espacés, par leurs grains plus courts et plus arrondis, et par leurs glumes et glumelles plus écartées, qu'à l'état normal. Les grains cariés sont finalement transformés en sacs grisâtres remplis d'une masse pulvérulente de spores à odeur fétide. En général, une plante atteinte a tous les grains de tous ses épis cariés ; on y trouve rarement des grains indemnes.

La masse des spores reste toujours enveloppée dans les grains qui n'éclatent pas spontanément. Mises en liberté

par le battage et répandues sur les grains sains, les spores propagent la maladie par infection des plantules.

A. — Étude du champignon en culture.

a) Développement du champignon et évolution nucléaire.

La germination des spores de ce champignon est relativement difficile. Un grand nombre d'ensemencements ont été faits dans les divers milieux employés. Les meilleurs résultats ont été obtenus par ensemencement sur du papier buvard mouillé avec de l'eau ordinaire et étalé dans des boîtes de Pétri. L'influence de la température est également importante. Dans les ensemencements soumis à la température du laboratoire, soit entre 18° et 20° C., nous n'avons obtenu que très peu de germinations, le plus souvent, rien du tout. La température la plus favorable se trouve, d'après nos expériences, entre 10° et 15° C. Le maximum ne dépasse pas 18° C. Quelques ensemencements ont été exposés au froid de l'hiver où la température oscillait au voisinage de 0° C. et pouvait descendre jusqu'à -7° C., les germinations ont été nombreuses. Le minimum de température pour la germination des spores de cette espèce est donc certainement au-dessous de 0° C. et pourrait être inférieure à -5° C. Nos chiffres sont nettement inférieurs à ceux donnés par HAHNE [60] : minimum 4° C., optimum 18°-20° C., maximum 36° C.; et par WOOLMAN et HUMPHREY [124] : minimum 0° C., optimum 18°-20° C., maximum 29° C.

Les spores germent quatre ou cinq jours après l'ensemencement. La longueur du promycélium est variable et dépend des conditions de la culture et surtout de l'épaisseur de la couche du milieu liquide qui recouvre les spores. Le promycélium est généralement en tube simple et dépourvu de cloison comme l'ont décrit P. A. DANGEARD [26],

RAWITSCHER [93], DASTUR [35]. PARAVICINI [89] a observé des promycéliums cloisonnés en deux articles dont chacun renfermait un noyau. Nous n'en avons pas trouvé de pareils. Cependant, nous avons vu des promycéliums cloisonnés, ils proviennent alors de spores immergées. Dans ce cas, le protoplasme et les noyaux s'accumulent dans la partie terminale du tube et se séparent par une cloison de la partie inférieure qui est vide et se rétrécit bientôt. Les promycéliums ne produisent leurs sporidies qu'à la surface du liquide. Certaines spores immergées donnent un promycélium très long sans cloisonnement. Parfois, le promycélium se ramifie, le protoplasme et les noyaux passent alors dans les rameaux (Pl. LII, Fig. 4).

P. A. DANGEARD [26], puis DASTUR [35], ont constaté que le noyau de la spore passe dans le promycélium et y effectue sa première division. RAWITSCHER [94], a, au contraire, signalé que la première division a toujours lieu dans la spore ; il a noté que par trois divisions successives, le noyau double de la spore donne huit noyaux haploïdes qui semblent posséder deux chromosomes ; le nombre de divisions nucléaires peut être encore supérieur à l'intérieur de la spore, mais aucune division n'a été observée par cet auteur dans le promycélium. PARAVICINI [89], de son côté, dit que le noyau de la spore se divise au moment de la germination et que l'un des noyaux-fils passe dans le promycélium tandis que l'autre reste dans la spore.

D'après nos observations sur un très grand nombre de germinations, la première division nucléaire peut avoir lieu tantôt à l'intérieur de la spore même avant la production du tube promycélien (Pl. LI, Fig. 2) tantôt après le passage du noyau dans ce dernier (Pl. LI, Fig. 6-8). Le premier cas nous a paru le plus fréquent.

Le noyau de la spore subit généralement trois divisions successives en donnant huit noyaux pour le promycélium adulte. Il peut parfois en donner davantage, 16 au maxi-

mun, comme l'ont signalé RAWITSCHER [93, 94], PARAVICINI [89], DASTUR [35].

Le moment où s'effectuent les divisions nucléaires ainsi que le lieu où elles se produisent sont variables. Comme la première division du noyau de la spore, toutes les autres divisions nucléaires peuvent avoir lieu soit dans la spore, même avant la production du tube promycélien (Pl. LI, Fig. 3-5), soit dans ce dernier organe, à un stade quelconque après la germination (Pl. LI, Fig. 40), soit les unes dans la spore, les autres dans le promycélium, ce qui dépend du moment de passage de chaque noyau dans le promycélium. En outre, les divisions des noyaux d'une même génération ne sont généralement pas simultanées, on peut voir des spores et des promycéliums renfermant un nombre variable de noyaux.

PARAVICINI [89] a, d'autre part, constaté que les bifurcations successives du sommet du promycélium sont liées aux divisions nucléaires ; après la première division, il se produit une bifurcation au sommet du promycélium, les deux noyaux passent dans les deux protubérances, et chaque nouvelle bifurcation d'une protubérance est accompagnée d'une division du noyau qui s'y trouve. Cette relation entre les bifurcations du promycélium et les divisions nucléaires n'a été observée ni par P. A. DAN-GEARD [26], RAWITSCHER [93], DASTUR [35] ni par nous-mêmes. Cependant, la figure 11 de la planche LI ressemble singulièrement à un stade décrit par PARAVICINI.

Les noyaux de ce *Tilletia* sont de dimensions plus grandes que ceux des *Ustilago*, et on peut suivre plus facilement l'évolution nucléaire. Au stade de repos, le noyau diploïde est composé d'un gros nucléole fortement coloré et d'une membrane fine mais nette, entourant le nucléoplasme plus ou moins chromatique ou hyalin (Pl. LI, Fig. 1). A la prophase de la première division, le noyau de la spore présente quatre gros chromosomes (Pl. LI, Fig. 6). Ils entrent ensuite en synapsis et on ne voit à ce moment que

deux chromosomes bivalents (Pl. LI, Fig. 7). Ils se séparent à nouveau et deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle du fuseau où se trouve un petit centrosome (Pl. LI, Fig. 8). Le noyau haploïde contient deux chromosomes comme RAWITSCHER [94] a constaté. Ainsi, la réduction chromatique a également lieu dans ce champignon lors de la première division du noyau double. Les divisions suivantes sont équationnelles.

Les sporidies sont aciculaires. Quand elles sont jeunes, leur protoplasme est dense et homogène. (Pl. LI, Fig. 13). Les noyaux n'y pénètrent que plus tard, lorsqu'elles ont atteint une certaine longueur ou à la fin de leur croissance (Pl. LI, Fig. 15), quand elles sont plus ou moins vacuolisées. Les sporidies se forment généralement à l'extrémité des protubérances résultant des bifurcations du sommet du promycélium (Pl. LI, Fig. 11, 12, 15) ou parfois, directement sur ce dernier (Pl. LI, Fig. 13). D'après PARAVICINI [89], chaque sporidie est portée sur une protubérance, et il y a autant de protubérances que de sporidies à l'extrémité du promycélium. Nos observations confirment celles de DASTUR [35] disant que le nombre des sporidies ne correspond pas à celui des protubérances. Le nombre des sporidies est en général de huit, mais il peut varier entre quatre (Pl. LI, Fig. 13) et seize. Le nombre des noyaux correspond généralement au nombre des sporidies, mais il peut, assez souvent, être supérieur à celui-ci. Les sporidies sont souvent uninucléées. Quelques-unes présentent deux noyaux qui sont probablement le résultat d'une division nucléaire (Pl. LII, Fig. 4).

Les sporidies peuvent s'anastomoser avant ou après leur mise en liberté. La communication entre deux sporidies est généralement réalisée par la formation en un point quelconque d'un tube de jonction. Le noyau d'une sporidie passe dans l'autre par le tube de communication (Pl. LII, Fig. 3) ou bien les deux noyaux passent dans le petit tube (Pl. LII, Fig. 2). Quelquefois, deux sporidies sont mises en

communication par deux tubes de jonction. L'anastomose peut également se faire entre trois sporidies (Pl. LII, Fig. 3, 4). Il semble que les noyaux de deux sporidies vont tous passer dans la troisième.

Les sporidies primaires peuvent produire des sporidies secondaires qui se distinguent par leur taille plus courte mais plus large et par leur forme plus ou moins incurvée (Pl. LII, Fig. 6). DASTUR [35] a constaté que la sporidie secondaire provient toujours d'une sporidie primaire anastomosée et devenue binucléée et qu'elle renferme généralement un seul noyau que l'auteur admet être le résultat d'une fusion des deux noyaux appariés. Nous avons observé que les sporidies primaires uninucléées et non anastomosées produisent également des sporidies secondaires. P. A. DANGEARD [26], RAWITSCHER [93], et PARAVICINI [89] ont tous trouvé que les sporidies secondaires sont binucléées alors que DASTUR [*loc. cit.*] les a vues le plus souvent uninucléées. De fait, nous en avons vu d'uninucléées et d'autres renfermant deux noyaux. Le noyau unique d'une sporidie secondaire est certainement le descendant du noyau de la sporidie primaire lorsque celle-ci n'a également qu'un noyau. Les sporidies primaires binucléées peuvent également donner des sporidies secondaires uninucléées en y envoyant l'un des deux noyaux. Si les sporidies secondaires sont souvent binucléées, nous croyons bien que les deux noyaux sont frères et les fils d'un noyau fourni par la sporidie primaire, car nous avons observé assez fréquemment la division du noyau unique de la sporidie secondaire (Pl. LII, Fig. 6). Les sporidies secondaires peuvent également s'anastomoser et le noyau de l'une passé dans l'autre (Pl. LII, Fig. 7). Par bourgeonnement, les sporidies secondaires peuvent encore produire des sporidies tertiaires de taille plus petite (Pl. LII, Fig. 8). Le mycélium peut provenir de la germination des sporidies d'un ordre quelconque. Il est généralement formé d'un filament plurinucléé (Pl. LII, Fig. 5).

La formation dans les cultures artificielles de cette espèce, de cellules ressemblant aux chlamydospores, a été signalée par BREFELD [14], SARTORIS [101], BOSS [12].

b) *Vacuome et cytome.*

Le vacuome a été étudié par la méthode des colorations vitales. Le rouge neutre est préférable au bleu de crésyl surtout pour l'étude des vacuoles dans la spore, car il y pénètre plus facilement et donne une coloration plus vive ; l'observation est ainsi plus aisée à travers la membrane.

Le vacuome de la spore est tout d'abord constitué par de nombreuses vacuoles de dimensions variables mais généralement petites (Fig. 12, A). Sous l'action du rouge neutre, elles prennent une coloration homogène rouge orangé vif. Cette coloration indique une métachromasie due au contenu alcalin des vacuoles.

Lorsque la spore a absorbé de l'eau, les vacuoles grossissent par hydratation et se fusionnent progressivement en quelques vacuoles plus grandes (Fig. 12, B). Celles-ci se colorent souvent homogènement en rose orangé faible. Parfois, il se produit un ou plusieurs précipités métachromatiques à l'intérieur de la vacuole dont le suc reste incolore. Dans quelques spores, on ne trouve qu'une très grande vacuole d'une forme quelconque.

Au moment de la germination ou même avant, les grandes vacuoles se divisent à nouveau en un grand nombre de petites. A mesure que le jeune tube promycélien se développe, les petites vacuoles s'y introduisent les unes après les autres (Fig. 12, C).

Le jeune promycélium renferme généralement de petites vacuoles arrondies colorées uniformément en rouge orangé par le rouge neutre. Plus tard, quelques vacuoles relativement grandes se forment à la base du filament. Elles se

colorent en orangé clair avec ou sans précipités métachromatiques.

Le promycélium adulte présente parfois une grande

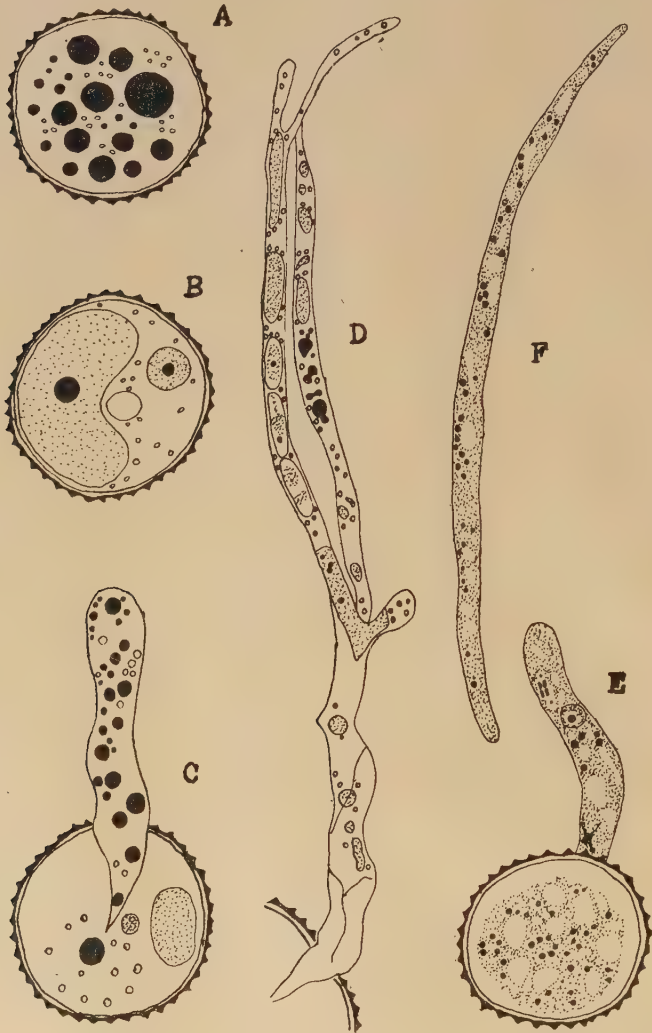


FIG. 12. — *Tilletia Tritici*. A-D, vacuome coloré vitalelement par le rouge neutre ; le rouge orangé est en noir et le rose jaunâtre est en pointillé ; les petits granules incolores peuvent être des cytosomes ou des liposomes. E et F, cytome dans une spore, tube promycélien et sporidie (Regaud).

vacuole en forme de long canal central, avec quelques petites vacuoles à la partie terminale ; le grand canal renferme souvent de nombreux corpuscules métachromatiques.

La transmission du vacuome du promycélium dans les sporidies se fait généralement par migration de petits éléments vacuolaires formés aux dépens des vacuoles préexistantes. Ils se développent et se multiplient dans les sporidies, et prennent des formes diverses. Les petites vacuoles se colorent en rouge orangé foncé, les grandes en orangé plus ou moins clair, avec ou sans précipités métachromatiques (Fig. 12, D).

La métachromasie est constante à tous les stades du développement du champignon en culture. Avec le bleu de crésyl, les vacuoles métachromatiques se colorent en rose lilas et les endochromidies en violet foncé.

Dès le premier stade de la germination, on voit dans le tube promycélien un très grand nombre de petits corpuscules sphériques et réfringents qui restent incolores et se trouvent souvent autour des vacuoles. Ils n'ont pas la réfringence brillante des globules d'huile qui, d'ailleurs, ne se forment généralement pas à un stade si jeune. Ce sont probablement des cytosomes, mais nous n'avons pas réussi à les colorer vitalement.

Cependant, les préparations fixées et colorées suivant la méthode de Regaud, nous montrent que la taille, la forme et la disposition des cytosomes correspondent bien à celles des petits corpuscules sphériques et réfringents, observés sur le vivant (Fig. 12, E, F). Ils sont colorés en noir par l'hématoxyline, et seule la forme sphérique a été observée.

B. — Étude du champignon sur la plante hôte.

Nous avons eu à notre disposition le champignon jeune tel qu'il se montre lorsqu'il commence à modifier l'ovaire du Blé. Dans les coupes d'un ovaire jeune, on trouve les

hyphes mycéliennes végétatives, dispersées çà et là dans la paroi de l'ovaire.

Le mycélium circule dans l'espace intercellulaire ou à l'intérieur des cellules hospitalières (Fig. 13, A). Il entre dans ces dernières par simple pénétration. Les articles sont uni- ou binucléés. Le protoplasme du champignon est toujours beaucoup plus chromophile que celui des cellules hospitalières. Les noyaux sont petits et apparaissent comme des corpuscules chromatiques entourés d'une zone

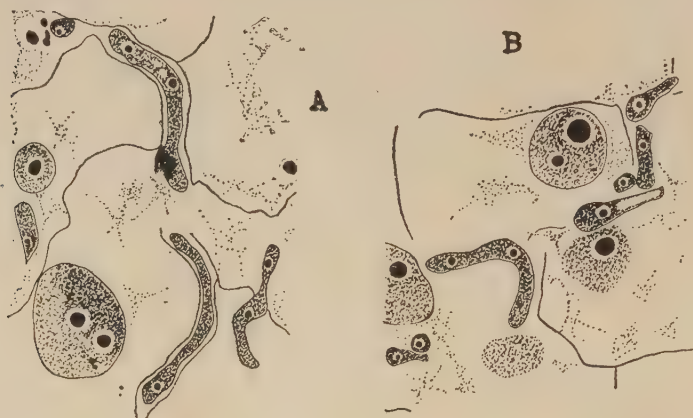


FIG. 13. — *Tilletia Tritici*. A, mycélium intercellulaire et son entrée dans la cellule hospitalière ; B, mycélium intracellulaire et noyaux du tissu hospitalier (ovaire de Blé) en dégénérescence.

claire. Le protoplasme est creusé de vacuoles de toutes formes et de toutes grosseurs, elles ont généralement l'aspect de lacunes incolores limitées par des trabécules protoplasmiques ou présentent rarement un précipité. Les cytosomes affectent toujours la forme sphérique (Fig. 14).

Dans la partie centrale d'un très jeune ovaire, le mycélium est déjà très abondant (Pl. LII, Fig. 9). On trouve là les hyphes destinées à la formation des spores. Elles sont minces et généralement binucléées, parfois plurinucléées (Pl. LII, Fig. 9-11).

Au moment de la sporulation, les hyphes se cloisonnent

en petits articles uni- ou binucléés qui se dissocient ensuite. Dans d'autres hyphes sporifères, le contenu cellulaire s'accumule à l'extrémité de l'hyphe qui s'élargit en même temps en forme d'ampoule et se sépare du reste par une cloison. Les petits articles qui constituent les jeunes spores sont généralement binucléés. Quelques-uns ne possèdent qu'un noyau. L'état haploïde ou diploïde de ce noyau ne peut être déterminé. Il peut être déjà le résultat d'une

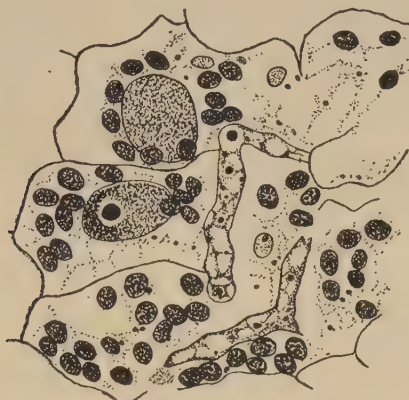


FIG. 14. — *Tilletia Tritici*. Tissu d'un jeune ovaire de Blé traité au Regaud montrant les cytosomes du mycélium et quelques plastes en dégénérescence.

fusion nucléaire. D'après nos observations, celle-ci peut être très précoce et a lieu à ce stade. Elle peut être retardée jusqu'au moment où la spore a atteint à peu près $1/3$ du diamètre de la spore mûre.

A mesure que les jeunes spores grossissent, leurs noyaux, fusionnés ou non, augmentent concurremment de dimensions. Plusieurs stades de la fusion nucléaire, depuis le rapprochement des deux noyaux jusqu'à la fusion des nucléoles, ont été observés.

La jeune spore a un protoplasme dense et homogène en apparence. Plus tard, les vacuoles deviennent visibles, puis de plus en plus grandes. Les cytosomes sont toujours

sphériques et de petite taille. Lorsque la spore a atteint ses dimensions définitives, la membrane s'épaissit, se double, et l'exospore s'orne d'une structure réticulée.

La maturation du champignon suit une direction centrifuge (Pl. LII, Fig. 10). Tandis que les premières spores sont mûres au centre de l'ovaire, elles sont entourées par des spores de plus en plus jeunes vers la périphérie où se trouvent encore des hyphes mycéliennes destinées à la sporulation. Finalement, toute la cavité ovarienne est remplie de spores.

C. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

A l'état normal, le noyau de la cellule hospitalière a un contour plus ou moins arrondi et renferme un ou plusieurs nucléoles fortement colorés. Le nucléoplasme se colore par l'hématoxyline en gris plus ou moins foncé. Devant l'envahissement du parasite, le noyau entre en dégénérescence. Le plus souvent, le nucléoplasme devient de plus en plus chromophile jusqu'au moment où l'on ne peut plus voir qu'une masse noire sans pouvoir y distinguer ni membrane ni nucléoles (Pl. LII, Fig. 10). Cette masse conserve d'abord la forme primitive du noyau altéré, elle se déforme et se divise ensuite en amas irréguliers, dispersés dans le protoplasme, parmi les éléments du champignon. Les dernières traces de ces débris disparaissent finalement au moment de la maturation des spores.

Quelquefois, la dégénérescence du noyau se traduit par la disparition de la membrane et des nucléoles et par la diminution de la chromophilie. Ensuite, la masse nucléaire diminue de volume et cesse d'être visible (Fig. 13, A, B).

Dans les cellules normales de l'ovaire jeune, on trouve de nombreux leucoplastes. Ils sont de forme elliptique, colorés par l'hématoxyline en gris foncé avec à l'intérieur des granules noirs. Dans une cellule altérée, ils deviennent

moins chromophiles, diminuent graduellement de volume et finissent par disparaître (Fig. 14).

Les cytosomes de la cellule hospitalière sont de petits corpuscules sphériques colorés en noir par l'hématoxyline. Leur dégénérescence se traduit de même par une diminution de colorabilité et de volume : ils se transforment en granules et disparaissent finalement (Fig. 14).

La membrane cellulaire, perforée et brisée par le parasite, dégénère et disparaît de bonne heure. Parmi les hyphes mycéliennes en voie de sporulation, on peut trouver les dernières traces des débris des constituants cellulaires : taches noires d'origine nucléaire, et quelques gouttelettes de protoplasme renfermant parfois encore quelques plastes ou quelques cytosomes en voie de dégénérescence.

Les cellules de la paroi ovarienne conservent mieux leur aspect normal.

*
* *
*

IV. — Genre *Urocystis* Rab.

Ce genre est caractérisé par la formation de glomérules dont chacun est constitué d'une ou de plusieurs spores fertiles au centre et de cellules stériles qui les entourent partiellement ou complètement. La fructification se produit généralement sur les feuilles et les tiges des plantes parasitées. La germination donne un promycélium portant un nombre variable de sporidies terminales qui peuvent produire d'autres sporidies ou des filaments d'infection. Une seule espèce a été étudiée.

10. *Urocystis Anemones* (Pers.) Wint.

Ce champignon se développe sur un grand nombre de plantes appartenant à la famille des Renonculacées. Nous

l'avons rencontré sur *Ranunculus acris*. La présence du parasite détermine des hypertrophies, des déformations, sur les tiges, les rameaux, les pétioles et les feuilles. Au début, les parties atteintes se présentent sous l'aspect de taches décolorées et blanchâtres qui, plus tard, au moment de la maturité des spores, brunissent et se couvrent de pustules noires. Le tissu de la plante hôtalière se crevasse et laisse échapper les glomérules de spores du parasite.

KNIEP [73] a étudié cette espèce à partir de la germination des spores et a pu obtenir dans ses cultures artificielles la formation de chlamydospores au bout de six semaines. C'est la première espèce d'Ustilaginée qui ait pu achever son cycle évolutif à l'état saprophytique.

Malgré des ensemencements répétés à des intervalles de trois ou quatre mois, dès la récolte et pendant trois années, nous n'avons malheureusement pas réussi à obtenir la germination des spores. Nous ne nous occupons ici que de l'étude du parasite sur la plante nourricière.

A. — Étude du champignon sur la plante hôtalière.

Si l'on fait une coupe au niveau des taches décolorées, on constate que le développement du champignon est déjà très avancé ; quelques hyphes mycéliennes commencent à former des spores, et le tissu hospitalier est détruit. Au voisinage d'une jeune pustule, on peut suivre plus facilement les filaments du champignon. Ils se disposent souvent parallèlement en faisceaux et circulent dans l'espace intercellulaire (Pl. LIV, Fig. 1). Ces faisceaux s'observent surtout dans les coupes longitudinales des tiges, des rameaux, et des pétioles, où les hyphes mycéliennes se dirigent généralement suivant l'axe longitudinal de l'organe hospitalier.

Les filaments mycéliens sont principalement intercellulaires (Pl. LIV, Fig. 1, 2, 5), comme LUTMAN l'a indi-

qué [79]. Ils entrent et circulent accidentellement dans les cellules aux endroits où la membrane cellulaire est déchirée (Pl. LIV, Fig. 3). Les suçoirs, dont la présence dans cette espèce a également été signalée par LUTMAN [79] sont généralement très développés. Ils peuvent être latéraux ou terminaux (Pl. LIV, Fig. 2, 6). Après avoir pénétré la membrane cellulaire, la tête du rameau se renfle et se ramifie de diverses manières en formant un organe absorbant. Plusieurs suçoirs peuvent être présents dans une même cellule hospitalière.

Dans les préparations où l'on peut suivre des articles entiers des hyphes mycéliennes, on constate qu'ils sont généralement uni- ou binucléés (Pl. LIV, Fig. 1, 2), parfois plurinucléés. Quelquefois, les noyaux des articles plurinucléés se montrent nettement disposés par paires (Pl. LIV, Fig. 3). Certains articles sont très vacuolisés et sans noyau ; d'autres complètement vides.

SEYFERT [107] a signalé et figuré la présence régulière d'anses d'anastomose au niveau des cloisons du mycélium de cette espèce. Malgré la facilité avec laquelle on peut suivre les filaments mycéliens de ce parasite dans le tissu hospitalier, nous n'avons pu trouver aucune formation qui rappelle l'anse d'anastomose des *Autobasidiomycètes*.

Les noyaux du champignon sont petits et apparaissent comme des corpuscules chromatiques entourés d'une zone claire. Les cytosomes sont des petits granules sphériques dispersés irrégulièrement dans le protoplasme (Pl. LIV, Fig. 5).

PRILLIEUX [90], puis P. A. DANGEARD [26], ont résumé les divergences d'opinion qui se sont produites au sujet de la formation des spores en glomérules. D'après LUTMAN [79], qui a étudié la formation des spores dans la même espèce, chaque glomérule a pour origine un article binucléé ; celui-ci se développe en un rameau simple ou ramifié, composé de nombreux petits articles binucléés ; ce rameau s'enroule en formant un peloton qui deviendra

un glomérule ; les cellules centrales se transformeront en spores fertiles tandis que les articles périphériques perdront leur contenu et constitueront des spores accessoires stériles.

Dans nos préparations, les hyphes sporifères sont le plus souvent binucléées, rarement uninucléées (Pl. LIII, Fig. 1-4). A un moment donné, elles s'enroulent en pelotons et se divisent en petits articles uni- ou, le plus souvent, binucléés (Pl. LIII, Fig. 4). Il paraît évident que chaque peloton formera un glomérule. Ce procédé ressemble à celui décrit par LUTMAN [*loc. cit.*]. Cependant, nous avons également observé des hyphes sporifères dont le contenu s'accumule et se sépare en articles plus ou moins renflés en laissant des espaces vides (Pl. LIII, Fig. 1), d'autres hyphes qui se segmentent directement en petits articles irréguliers apparemment indépendants les uns des autres (Pl. LIII, Fig. 2); il n'y a pas d'enroulement des hyphes. Les petits articles sont généralement binucléés. Etant donné ces dernières dispositions des hyphes, il est probable que, dans la formation des glomérules, les cellules stériles adhèrent simplement aux spores fertiles grâce à la membrane gélatineuse de ces dernières.

La fusion nucléaire peut avoir lieu très tôt, dans les petits articles. Ceux-ci grossissent progressivement ; certains articles se montrent plus développés que les autres. Mais on ne peut pas encore distinguer les cellules fertiles des stériles. A la fin de leur développement, les cellules les plus développées se recouvrent d'une membrane double qui s'épaissit de plus en plus ; elles deviennent des spores fertiles tandis que les autres cessent d'évoluer, leur contenu cellulaire dégénère, au contraire, graduellement, elles constituent des cellules accessoires stériles, fixées autour des spores fertiles en forme de glomérules.

A mesure que les cellules grossissent, les noyaux augmentent également de volume (Pl. LIII, Fig. 2-4). Leur structure devient de plus en plus nette. Ils sont nucléolés et entourés d'une membrane fine. La substance chroma-

lique est plus ou moins colorée dans le nucléoplasme. La fusion nucléaire peut être retardée jusqu'à la maturité de la spore. A ce stade, les noyaux étant plus gros, on peut suivre plus facilement les stades de fusion. Le protoplasme de la spore est souvent très vacuolisé. Une mince couche de protoplasme entoure le noyau double et se relie à la couche pariétale par des lames protoplasmiques très fines, délimitant des vacuoles de toutes grosseurs. Le cytoplasme contient un nombre plus ou moins élevé de cytosomes sphériques (Pl. LIV, Fig. 7).

B. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

Une coupe transversale d'une feuille normale montre, entre les deux assises de cellules épidermiques, une assise de cellules pallissadiques et un tissu spongieux composé de 3-5 assises de cellules. La coupe d'une feuille parasitée ne présente pas de différenciation en tissus palissadique et spongieux ; on trouve entre les deux épidermes, une dizaine d'assises de cellules disposées irrégulièrement. Avant d'être détruites par le champignon, les cellules hospitalières se cloisonnent et augmentent de dimensions jusqu'à devenir environ trois fois plus grandes qu'à l'état normal, ce qui détermine l'hypertrophie du tissu sous l'influence de l'irritation parasitaire.

Le noyau à l'état normal a un contour plus ou moins arrondi ou elliptique, il se colore en gris foncé par l'hématoxyline et renferme plusieurs nucléoles fortement colorés (Pl. LIV, Fig. 4). Lorsque la cellule s'altère, le noyau se déforme, perd sa membrane et la masse nucléaire déborde et s'étale irrégulièrement dans le protoplasme (Pl. LIII, Fig. 1, 2, ; Pl. LIV, Fig. 1). Les nucléoles diminuent graduellement de dimensions et perdent leur chromophilie. Ils deviennent finalement invisibles ainsi que la masse nucléaire (Pl. LIV, Fig. 3).

Les chloroplastes sont plus ou moins nombreux dans les cellules saines et se disposent en cercle dans les coupes, près de la paroi cellulaire (Pl. LIV, Fig. 4). Ils sont colorés par l'hématoxyline en gris foncé avec des stries ou des granules noirs. Leur dégénérescence est parfois marquée par la diminution de leur colorabilité et de leur taille pouvant aller jusqu'à leur complète disparition (Pl. LIV, Fig. 7). Quelquefois, ils se déforment et se flétrissent. Très fréquemment, nous avons trouvé dans les cellules altérées des plastes alvéolés, devenus des amyloplastes, comme nous l'avons vérifié par l'eau iodo-iodurée. KHARBUSH [71] a signalé la transformation des chloroplastes en amyloplastes dans les cellules de Maïs parasité par *Ustilago Maydis* ; le même fait a été observé par M^{lle} EFTIMU [45] dans les cellules altérées des plantes hospitalières sous l'action parasitaire des champignons Exoascées. Ces amyloplastes finissent également par dégénérer.

Les cytosomes normaux sont des corpuscules colorés en noir par l'hématoxyline (Pl. LIV, Fig. 4). Ils perdent graduellement leur colorabilité et se transforment en granules irréguliers et insignifiants dans le protoplasme en dégénérescence des cellules altérées (Pl. LIV, Fig. 6, 7). Ce protoplasme peut parfois s'accumuler en petits amas très chromophiles avant de disparaître.

Aux endroits où les hyphes mycéliennes sont abondantes, les cellules hospitalières voisines sont souvent fort écartées (Pl. LIII, Fig. 1 ; Pl. LIV, Fig. 2, 5). Leur membrane limitant la colonie du parasite peut s'épaissir considérablement et devenir gélatineuse (Pl. LIII, Fig. 1 ; Pl. LIV, Fig. 5-7). Les fragments de membrane déchirée dégèrent et disparaissent.

* * *

V. — Genre *Entyloma* De By.

Les champignons de ce genre se développent généralement sur les feuilles des plantes hospitalières. Leur présence détermine l'apparition de taches décolorées aux endroits où le mycélium fructifie. Les spores sont simples, intercalaires ou terminales, sur les filaments mycéliens qui ne se gélifient pas. Elles restent toujours incluses dans les tissus nourriciers et ne peuvent être mises en liberté qu'après la désorganisation de ces derniers. Nous avons étudié une seule espèce.

11. *Entyloma Dahliae* Sydow.

Les jeunes feuilles de *Dahlia* atteintes par ce parasite portent d'abord de petites taches décolorées plus ou moins nombreuses, qui s'étendent rapidement et peuvent atteindre un diamètre de plus de deux centimètres. La partie centrale devient brunâtre et peut se détacher, laissant des trous sur la feuille. Les taches voisines, en se développant, peuvent s'unir en altérant une grande surface de tissu. Une feuille très atteinte par le champignon se flétrit et tombe. Le développement d'une plante parasitée se montre considérablement affaibli à cause de la perte des feuilles ou même de la simple diminution de la surface d'assimilation chlorophyllienne.

Nos échantillons ont été récoltés dans le jardin de la Station de Pathologie végétale de Versailles. N'ayant pas réussi à faire germer les spores, nous n'avons à nous occuper ici que des observations sur la fructification du champignon dans la feuille de *Dahlia* et des modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

A. — Étude du champignon sur la plante hospitalière.

Le mycélium est tantôt intercellulaire, tantôt intracellulaire. Les filaments mycéliens sont beaucoup plus gros que ceux des espèces précédentes. Ils sont simples ou ramifiés, circulent au dehors et à l'intérieur des cellules hospitalières, de diverses manières. Cependant, il n'est pas difficile de les suivre sur une longueur de plusieurs articles. Ceux-ci sont uni- ou binucléés (Pl. LIV, Fig. 8-10, 13).

Les noyaux ont également de grandes dimensions et l'on peut facilement observer leur structure. Ils sont nucléolés, nettement entourés d'une membrane fine, et renferment des granulations chromatiques. Le protoplasme est dense et homogène dans les cellules jeunes, plus ou moins vacuolisée dans les cellules âgées. Les cytosomes sont sous forme de petits granules sphériques, dispersés irrégulièrement sur les trabécules protoplasmiques (Pl. LIV, Fig. 13).

De place en place, on rencontre des articles très âgés du mycélium. Ils ne renferment que très peu de protoplasme et plus de noyau. Ils se rétrécissent et se flétrissent finalement. Parfois, leur membrane s'épaissit.

Au moment de la sporulation, certains articles sont uninucléés (Pl. LIV, Fig. 9). Il est difficile de dire si leur noyau est à l'état haploïde ou diploïde. Peut-être, est-il déjà le résultat d'une fusion nucléaire. En fait, on voit dans quelques articles binucléés, les deux noyaux très rapprochés ou même en contact sur le point de se fusionner (Pl. LIV, Fig. 10).

Parfois, la membrane commence à s'épaissir de bonne heure (Pl. LIV, Fig. 9). Les articles se renflent et s'arrondissent graduellement. Selon les dimensions des articles initiaux, les jeunes spores sont de grosseurs variables. La fusion nucléaire peut avoir lieu tardivement au moment où la spore a atteint une certaine dimension et où la mem-

brane est épaissie. Les noyaux se rapprochent et se mettent au contact l'un de l'autre, la membrane nucléaire se dissout au point de contact, les contenus nucléaires s'unissent et se mélangent, l'ensemble reprend ensuite la forme arrondie renfermant les deux nucléoles qui restent indépendants pendant quelque temps et se fusionnent finalement (Pl. LIV, Fig. 11).

Le noyau double occupe généralement une position centrale dans la spore. Il est gros, nucléolé, entouré d'une membrane fine et renferme des granulations chromatiques dans le nucléoplasme. Pendant le développement de la spore, le protoplasme se vacuolise graduellement et les cytosomes se multiplient et deviennent nombreux dans la spore mûre (Pl. LIV, Fig. 13). Ils se trouvent souvent autour des vacuoles.

La spore de ce champignon acquiert de bonne heure une membrane double. A la maturité, l'endospore est épaissie et prend une teinte noirâtre ; l'exospore forme une couche très épaisse de nature gélatineuse. Les spores mûres sont libres, ou bien elles adhèrent entre elles en petits glomérules grâce à l'exospore gélatineuse (Pl. LIV, Fig. 11).

B. — Modifications pathologiques de la cellule hospitalière.

La dégénérescence des constituants cellulaires se fait à peu près de la même manière que nous avons décrite précédemment.

Le noyau diminue graduellement de colorabilité et de volume après avoir perdu sa membrane et ses nucléoles. Il finit par disparaître alors que la plupart des éléments cytoplasmiques, plastes et cytosomes, conservent encore leur aspect normal.

Les plastes sont gros et elliptiques. Ils sont bien conservés même après fixation au Bouin. Lorsqu'ils s'altèrent, ils deviennent d'abord plus chromophiles. Leur colorabilité

et leurs dimensions diminuent ensuite jusqu'à la disparition complète. Fréquemment, les chloroplastes dégénèrent en se transformant d'abord en amyloplastés qui s'altèrent et disparaissent finalement (Pl. LIV, Fig. 8, 9, 13), comme chez *Ranunculus acris* attaqué par *Urocystis Anemones*.

La dégénérescence des cytosomes ne présente pas de particularités intéressantes. Leur disparition est simplement précédée d'une diminution de colorabilité (Pl. LIV, Fig. 13).

Une épaissement de la membrane cellulaire avec gélatinisation s'observe fréquemment aussi dans les tissus attaqués (Pl. LIV, Fig. 13).

Le cytoplasme des cellules altérées diminue graduellement de densité, ou bien il s'accumule en amas chromatiques irréguliers qui persistent plus ou moins longtemps et finissent par disparaître (Pl. LIV, Fig. 10).

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS.

Nous résumerons dans ce chapitre les principales observations que nous avons faites au cours de cette étude, nous confronterons, s'il y a lieu, les opinions divergentes des auteurs et nous donnerons nos conclusions en nous basant sur nos observations personnelles.

A. — STRUCTURE ET GERMINATION DES CHLAMYDOSPORES

Morphologiquement, les chlamydospores des Ustilaginées sont de forme à peu près sphérique et de dimensions variables selon les espèces. La membrane de la spore est composée de deux couches distinctes, l'endospore et l'exospore. Généralement, l'endospore est mince et hyaline tandis que l'exospore est épaissie et de teinte plus ou moins foncée. L'exospore est tantôt lisse (*Ustilago levis*, *U. Hordei*, *U. longissima*, *Sphacelotheca Sorghi*, *Urocystis Anemones*), tantôt échinulée (*Ustilago Avenae*, *U. nuda*, *Sphacelotheca cruenta*), tantôt ornée d'un réticulum (*Ustilago violacea*, *Tilletia Tritici*). Chez *Entyloma Dahliae*, fait exceptionnel, l'endospore est plus ou moins épaissie et de teinte noire alors que l'exospore est constituée par une couche épaisse de nature gélatineuse.

Au point de vue cytologique, la chlamydospore renferme toujours un seul noyau. Il ne subsiste plus aucun doute

sur la nature diploïde de ce noyau depuis la découverte, faite par P. A. DANGEARD [26], de la caryogamie dans les jeunes spores de ces champignons. La chlamydospore présente en outre un vacuome et un cytome dont chacun est le point de départ de tout un système continu et autonome pendant le cycle évolutif.

On sait que la classification des Ustilaginées en *Ustilaginaceae* et *Tilletiaceae* est basée exclusivement sur le mode de germination des spores. Théoriquement, le promycélium des premières est cloisonné et porte des sporidies isolées, à son sommet et au voisinage des cloisons ; les *Tilletiaceae* produisent leurs sporidies groupées en nombre plus ou moins élevé, à l'extrémité d'un promycélium unicellulaire.

Théoriquement, le promycélium des *Ustilaginaceae* se cloisonne en quatre articles uninucléés dont les noyaux proviennent de deux divisions successives du noyau double de la spore. Les faits ne se présentent pas toujours de cette manière, et les variations peuvent être plus ou moins grandes. Si les promycéliums que nous avons observés chez les *Ustilago Avenae*, *U. levis*, *U. nuda*, *Sphacelotheca cruenta*, sont le plus souvent divisés en quatre cellules, il y en a également un certain nombre qui n'ont que trois articles. Les *Ustilago Hordei*, *U. violacea* et *Sphacelotheca Sorghi* donnent généralement un promycélium à trois articles, rarement à quatre. De son côté, l'*Ustilago longissima* se caractérise par le fait qu'au lieu de donner un promycélium cloisonné, la spore produit successivement une série de sporidies au sommet d'un petit tube ressemblant à un stérigmate. En outre, nous avons constaté dans la plupart des espèces étudiées, la production de plusieurs tubes promycéliens par une même spore.

Généralement, chaque cellule promycélienne ne produit qu'une seule sporidie à la fois. Chez les deux *Sphacelotheca* étudiés, nous avons souvent observé deux sporidies sur une même cellule promycélienne. Certaines cellules promycé-

liennes contractent des anastomoses et ne produisent pas de sporidie. Ainsi le promycélium de l'*Ustilago nuda* se développe toujours par anastomoses et ramifications, et ne produit que des sporidies secondaires.

La germination des *Tilletiaceae* a été étudiée dans une seule espèce, le *Tilletia Tritici*. Normalement, le promycélium est dépourvu de cloison et produit huit sporidies en un bouquet terminal. Il arrive assez fréquemment que le promycélium s'allonge considérablement et se cloisonne une ou plusieurs fois, mais alors, seul l'article terminal tient la place du promycélium, il laisse derrière lui des articles vides. Le nombre des sporidies peut varier de 4 à 16.

Le comportement nucléaire varie selon les divers modes de germination. Le noyau de la spore peut commencer à se multiplier dans la spore, ou bien il peut ne se diviser pour la première fois qu'après son passage dans le tube promycélien. Chez l'*Ustilago violacea* où la spore donne généralement plusieurs promycéliums, et chez l'*Ustilago longissima* où la spore produit directement une série de sporidies, la première division nucléaire a toujours lieu dans la spore et celle-ci renferme toujours un noyau jusqu'à la fin de la production des promycéliums ou des sporidies, selon le cas. Chez *Tilletia Tritici*, toutes les divisions nucléaires peuvent avoir lieu dans la spore ou dans le promycélium, avec tous les intermédiaires possibles. Le nombre des noyaux dans un promycélium correspond généralement au nombre des sporidies qu'il porte, mais, assez souvent, il a plus de noyaux qu'il ne donne de sporidies.

HÜTTIG [67] a indiqué que la réduction chromatique avait lieu, selon la température, lors de la première ou de la deuxième division du noyau double de la spore. D'après nos observations, la réduction chromatique dans toutes nos espèces, à la température du laboratoire, soit entre 17° et 20° C. (entre -7° et 18° C. pour *Tilletia Tritici*), a toujours lieu lors de la première division du noyau diploïde. Le nombre des chromosomes pour le noyau diploïde est de

quatre dans toutes les espèces dont nous avons pu étudier la germination. Le même nombre a été observé par RAWITCHER [94] chez *Tilletia Tritici* ; par KHARBUSH [70] chez *Ustilago Avenae*, *U. Hordei*, *U. hypodytes*, *U. Zeae* ; par HÜTTIG [67] chez *U. Avenae*, *U. Hordei*.

B. — ANASTOMOSES CELLULAIRES ET DÉVELOPPEMENT DU MYCÉLIUM.

Des anastomoses ont été observées entre deux cellules promycéliennes voisines chez *Ustilago Avenae*, *U. levis*, *U. nuda*, *U. Hordei*, *Sphacelotheca Sorghi*, *S. cruenta* ; entre deux cellules promycéliennes appartenant à deux promycéliums différents chez *Ustilago Avenae*, *U. violacea* ; entre deux sporidies chez *Ustilago Avenae*, *U. levis*, *U. Hordei*, *U. violacea*, *Sphacelotheca cruenta*, *S. Sorghi*, *Tilletia Tritici* ; entre trois sporidies chez cette dernière espèce ; entre deux cellules mycéliennes chez *Ustilago nuda*. Tantôt le noyau d'une cellule passe dans l'autre cellule, tantôt les noyaux des cellules anastomosées passent dans le tube de communication ; le résultat général est la formation d'une cellule binucléée. Les deux noyaux peuvent être très rapprochés, mais il ne se produit jamais la fusion nucléaire que DASTUR [35] a prétendu avoir vu chez *Tilletia Tritici*.

Le développement du mycélium adulte a pu être suivi en culture artificielle chez *Ustilago Avenae*, *U. levis*, *U. Hordei*, *U. nuda*, *Sphacelatheca Sorghi*, *S. cruenta*. Les sporidies de l'*Ustilago violacea* se multiplient indéfiniment par bourgeonnement sans donner de filaments mycéliens. Celles de l'*Ustilago longissima* se développent en filaments ramifiés mais ceux-ci reproduisent toujours des sporidies. Le *Tilletia Tritici* n'a pas donné de mycélium développé dans nos cultures. Les filaments mycéliens des espèces précitées sont constitués généralement par des articles indifféremment uni- ou plurinucléés.

C. — MYCÉLIUM PARASITAIRE.

Le mycélium parasitaire a été étudié chez *Ustilago Avenae*, *U. nuda*, *U. violacea*, *U. longissima*, *Tilletia Tritici*, *Urocystis Anemones*, *Entyloma Dahliae*. Il est intercellulaire chez *Urocystis Anemones*, inter- ou intracellulaire chez les autres. Il entre dans la cellule hospitalière généralement par simple effraction, rarement par invagination, fait que nous avons cependant observé chez *Ustilago violacea*.

Les articles du mycélium sont plus ou moins longs et renferment un ou plusieurs noyaux. SEYFART [104] a signalé la présence d'anses d'anastomose semblables à celles des Autobasidiomycètes sur le mycélium d'une douzaine d'espèces d'Ustilaginées entre autres chez *Ustilago longissima* et *Urocystis Anemones* que nous avons également étudiés. Nous n'avons trouvé aucune boucle dans notre matériel. D'ailleurs, l'absence de cet organe dans nos préparations coïncide bien avec la disposition irrégulière des noyaux dans les articles des filaments mycéliens de ces espèces, car SEYFERT a, en effet, supposé que la présence régulière des anses au niveau des cloisons du mycélium indique l'état binucléé constant des articles grâce aux divisions conjuguées comme chez les Autobasidiomycètes.

Des suçoirs plus ou moins développés et de diverses formes, ont été observés chez *Ustilago nuda*, *U. violacea*, *U. longissima*, *Urocystis Anemones*. Ils s'étendent à l'intérieur des cellules hospitalières et peuvent entourer ou pénétrer le noyau.

D. — FRUCTIFICATION.

La formation des chlamydospores des Ustilaginées dans les cultures artificielles a été obtenue pour la première fois par KNIEP [73] chez *Urocystis Anemones*. Elle a été en-

suite signalée par FLEROFF [53] chez *Ustilago Avenae* ; par SARTORIS [101] chez *Ustilago Hordei*, *U. Tritici*, *U. Heufleuri* ; par RUMP [97] chez *Ustilago Hordei* ; par SCHAFFNIT [102] chez *U. Hordei* également. Mais les phénomènes cytologiques ont été négligés par la plupart de ces auteurs. FLEROFF [53], qui a suivi l'évolution nucléaire pendant la sporulation de l'*Ustilago Avenae* en culture artificielle, n'a pas pu observer la fusion nucléaire ; il a cru que la fécondation n'avait pas lieu.

Quatre espèces nous ont donné des chlamydospores dans nos cultures artificielles ; ce sont *Ustilago Avenae*, *U. levis*, *U. nuda* et *U. Hordei*. Nous avons pu observer dans chaque espèce, et c'est là un fait essentiel sur lequel nous voulons insister, la fusion nucléaire découverte par P. A. DANGEARD dans les jeunes spores [26]. Dans les cultures, les filaments sporifères sont relativement gros ; ils se contractent en articles trapus qui se transformeront en spores.

Dans la plante hôte, la formation des spores a été étudiée chez *Ustilago Avenae*, *U. nuda*, *U. violacea*, *U. longissima*, *Tilletia Tritici*, *Urocystis Anemones*, *Entyloma Dahliae*. Sur ce point, le *Tilletia* ressemble parfaitement aux *Ustilago*. Les spores se forment irrégulièrement aux dépens des filaments sporifères dont le reste dégénère par gélatinisation. Les filaments fertiles s'entrelacent ou s'enroulent en pelotons et se segmentent en articles irréguliers qui deviendront des spores. Cependant, l'*Ustilago violacea* diffère des autres espèces du même genre par le fait que la membrane du mycélium fructifère devient de bonne heure épaisse et gélatineuse, avant la formation de pelotons. Chez *Urocystis Anemones*, les jeunes spores sont toutes d'origine et de nature identiques ; mais un nombre très restreint d'entre elles peuvent se transformer en spores fertiles, les autres dégénèrent en cellules accessoires stériles. Les spores de l'*Entyloma Dahliae* peuvent se former isolément ou en glomérules, le mycélium ne subit pas de gélatinisation.

Le mycélium aussi bien en culture que sur la plante hôtalière, a d'abord des articles uni- ou plurinucléés. Au moment de la sporulation, la plupart des articles sont binucléés. Dans certains cas, les deux noyaux sont simplement frères ; nous avons observé une division nucléaire dans des articles uninucléés qui deviennent ainsi de jeunes spores binucléées. Dans toutes les espèces étudiées à ce point de vue, le moment où se fait la fusion nucléaire n'est pas fixe ; elle peut avoir lieu très tôt, dans une très jeune spore, ou tardivement, dans une spore à peu près mûre.

E. — SEXUALITÉ.

La question de la sexualité des Ustilaginées n'a pas été moins discutée que celle des autres groupes de champignons supérieurs. DE BARY [37] a conçu le premier l'idée que l'anastomose entre cellules promycéliennes ou entre sporidies représenterait l'acte sexuel de ces cryptogames. Cette opinion est rejetée par BREFELD [14] qui considère que l'anastomose cellulaire est un simple processus végétatif et que la sexualité n'existe pas plus chez les Ustilaginées que chez les autres groupes de champignons supérieurs [15].

P. A. DANGEARD [26] étudia le premier la cytologie des Ustilaginées et découvrit la fusion nucléaire dans les jeunes chlamydospores. Ce savant fut amené à conclure que l'acte sexuel de ces champignons est réduit à une simple fécondation caryogamique intracellulaire qu'il avait vue d'abord chez les Urédinées [33 bis] et qu'il a retrouvée plus tard chez les autres groupes de champignons supérieurs [28, 29] à qui certains auteurs, dont BREFELD [15] et VAN TIEGHEM [114], avaient refusé toute sexualité.

HARPER [63] considère l'anastomose cellulaire comme étant de nature végétative et causée par l'affaiblissement des cellules.

Pour LUTMAN [79], il est probable que le mycélium parasitaire des Ustilaginées ne provient pas nécessairement des cellules anastomosées ; l'anastomose représente simplement l'ancienne forme de la sexualité ; fonctionnellement elle est remplacée par la fusion nucléaire dans les jeunes spores.

RAWITSCHER [92], étudiant l'évolution nucléaire de l'*Ustilago Carbo*, a trouvé que les cellules mycéliennes sont régulièrement binucléées et que les deux noyaux qui se fusionnent dans les jeunes spores sont les descendants des deux noyaux qui se sont associés à la suite d'une anastomose cellulaire. D'après LUTMAN [79], qui a étudié la même espèce, les articles du mycélium sur la plante hôte renferment un nombre variable de noyaux. Chez *Ustilago Maydis*, RAWITSCHER [*loc. cit.*] a constaté qu'il n'y a pas d'anastomose cellulaire, que le mycélium parasitaire a des cellules uninucléées et que l'état binucléé s'établit au moment de la formation des spores par fusion entre cellules mycéliennes.

Peu après la découverte de l'hétérothallisme chez les Hyménomycètes par M^{lle} BENSAUDE [10], KNIEP [72] signala l'existence du même phénomène chez les Ustilaginées. Ce dernier auteur a constaté que les sporidies de l'*Ustilago violacea* se répartissent en deux groupes et que l'anastomose ne se réalise qu'entre deux sporidies appartenant à des groupes différents. KNIEP considère que les deux groupes de sporidies sont différenciés en deux sexes opposés.

De nombreuses recherches concernant l'hétérothallisme des Ustilaginées ont été entreprises et la question de la sexualité se complique de plus en plus.

BAUCH [4] a montré que l'*Ustilago longissima* var. *macrospora* est régulièrement bipolaire et que l'état binucléé a son point de départ dans une anastomose cellulaire. Mais dans certaines conditions, l'état binucléé peut disparaître. Chez *Ustilago longissima* lui-même, l'auteur a trouvé

que les sporidies se répartissent en trois groupes au lieu de deux ; des anastomoses peuvent avoir lieu entre deux sporidies appartenant à deux groupes quelconques. Deux ans plus tard, le même auteur [5] a constaté que, chez *Ustilago bromivora*, il existe, à côté de deux groupes de sexes complémentaires, un troisième groupe qui se montre neutre et ne contracte pas d'anastomose. Parmi quatre collections d'*Ustilago grandis*, l'hétérothallie bipolaire n'a été démontrée que dans un cas.

D'après DICKINSON [38], les *Ustilago levis* et *Hordei* sont bipolaires ; les hyphes ordinaires sont uninucléées tandis que les hyphes de fusion, résultant d'une anastomose entre deux hyphes de sexes opposés, sont binucléées. Mais l'auteur a également observé des anastomoses entre plusieurs hyphes, d'où résultent des hyphes plurinucléées.

L'hétérothallie a été signalée également chez *Ustilago Zeae* et *Sorosporium Reilianum* par HANNA [61], mais leurs sporidies se distribuent en quatre groupes différents qui s'anastomosent deux à deux. D'autres espèces hétérothalliques ont été enregistrées, notamment *Ustilago Avenae* et *U. levis* comme bipolaires par HANNA et POPP [62], et par HOLTON [65] ; *Tilletia Tritici* et *T. levis* par FLORS [54, 55] ; *Sphacelotheca Sorghi* et *S. cruenta* par RODENHISER [96]. Dans ces espèces, comme dans *Ustilago Zeae*, d'après HANNA [61], les inoculations avec des cultures monosporidiales ne produisent pas de fructifications dans les plantes hospitalières, tandis que les inoculations avec des cultures mixtes renfermant deux sexes complémentaires déterminent la formation de chlamydospores.

Cependant, EDDINS [43], puis CHRISTENSEN [21], ont montré que les cultures monosporidiales isolées de l'*Ustilago Zeae* peuvent également produire des chlamydospores sur le Maïs.

SLEUMER [107], qui a étudié le même champignon, a indiqué, de son côté, que l'hyphe binucléée résultant d'une anastomose, devient, peu après l'infection, uni- ou pluri-

nucléée. A un stade avancé, le mycélium se fragmente en « cellules de nid » uninucléées qui deviennent plus tard binucléées par division nucléaire, avant la formation des spores.

De ce qui précède, on voit que les résultats obtenus par les auteurs sont loin d'être concordants. Si quelques données semblent montrer une relation ou une coïncidence entre les phénomènes de l'hétérothallisme et de la sexualité, les autres tendent à indiquer leur indépendance. L'exemple de l'*Ustilago Zeae* est très démonstratif. Les résultats des études de RAWITSCHER [92] et de SLEUMER [107] d'ordre cytologique d'une part, d'EDDINS [43] et de CHRISTENSEN [21] d'ordre expérimental d'autre part, sont plus ou moins en contradiction avec les observations de HANNA [61]. En effet, l'application de la conception de l'hétérothallisme s'est montrée beaucoup plus difficile chez les Ustilaginées que chez les Hyménomycètes. Dans ce dernier groupe de champignons, on parle couramment de sexualité multipolaire. Cependant, CHOW [20] a montré récemment que la sexualité est indépendante des phénomènes d'hétérothallisme et que le mycélium primaire monospore, même d'une espèce reconnue hétérothallique, peut produire des fructifications avec fécondation normale.

Chez les Ustilaginées, nous avons observé, d'une part, des anastomoses très fréquentes entre cellules promycéliennes ou entre sporidies et la formation de cellules binucléées qui en résultent, d'autre part, des filaments mycéliens à cellules indifféremment uni- ou plurinucléées tant dans les cultures que dans les tissus hospitaliers. L'état binucléé établi après une anastomose ne nous a pas paru se continuer jusqu'à la fécondation caryogamique dans les jeunes chlamydospores. Les deux noyaux ne semblent pas avoir le caractère d'un dicaryon ; aucune division conjuguée n'a été observée. Les cellules binucléées deviennent de plus en plus prédominantes quand le moment de sporulation s'approche. Nous avons même observé à ce stade, quelques cellules uni-

nucléées dont le noyau est en voie de division. Ces cellules deviennent donc binucléées, seulement au dernier moment du cycle évolutif, et les deux noyaux se fusionnent ensuite en un seul noyau diploïde dans la spore. La parenté des deux noyaux gamètes peut ainsi être très proche, ils peuvent être frères ; ou bien elle est plus ou moins éloignée. Mais le seul phénomène qui soit constant et qui présente une signification sexuelle indiscutable, c'est la fusion nucléaire dans les jeunes chlamydospores.

F. — VACUOME ET CYTOME.

A notre connaissance, le vacuome n'a pas été étudié jusqu'ici chez les Ustilaginées. Dans la chlamydospore, il est constitué par de nombreuses petites vacuoles à contenu dense. Lorsque la spore va germer, les petites vacuoles s'hydratent et s'unissent souvent en de plus grandes. Au moment de la germination, celles-ci se fragmentent à nouveau, et les petites vacuoles s'introduisent, les unes après les autres, dans le tube germinatif à mesure qu'il s'allonge.

La transmission du vacuome du promycélium dans les sporidies et au cours de la multiplication de ces dernières, se fait généralement par migration de vacuoles minuscules, parfois par bourgeonnement vacuolaire. Chez les *Ustilago Avenae*, *U. nuda* et *U. Hordei*, qui ont pu achever leur cycle évolutif dans nos cultures, nous avons suivi l'évolution vacuolaire pendant tout le développement. L'autonomie et la continuité de ce système sont évidentes. La néoformation ne peut être mise en évidence à aucun moment.

Dans le promycélium et dans les filaments mycéliens, les petites vacuoles sont à contenu dense ; sous l'action des colorants vitaux, elles prennent souvent une teinte foncée homogène ou bien une grosse endochromidie se forme dans le liquide vacuolaire incolore. Les vacuoles plus grandes

ont leur chromidium plus dilué, il prend tantôt une coloration faible, ou donne un nombre variable de précipitations. Au cours de la maturation de la chlamydospore, les quelques vacuoles relativement grandes qu'elle contient, se divisent graduellement en un nombre plus élevé de petits éléments vacuolaires qui représentent le vacuome de la spore mûre.

Chez *Ustilago nuda*, *U. Hordei* et *Tilletia Tritici*, nous avons remarqué qu'il y a toujours métachromasie lorsque les vacuoles sont colorées vitalement. Avec le rouge neutre, la coloration vire en rouge orangé, tandis que le bleu de crésyl donne une teinte violette. Comme l'a montré Pierre DANGEARD [34], la coloration métachromatique indique une réaction alcaline du contenu vacuolaire.

Le cytome a été étudié par MOREAU [83] chez *Entyloma Ranunculi*. L'auteur a constaté que les cytosomes affectent principalement la forme filamenteuse dans les hyphes mycéliennes tandis que dans les spores, ils apparaissent comme des granules sphériques.

Dans nos espèces et à tous les stades de leur développement, les cytosomes se présentent toujours en corpuscules sphériques. Ils sont un peu allongés lorsqu'ils sont en voie de division. Fait exceptionnel, chez *Ustilago Hordei*, nous avons vu quelques cytosomes en filaments flexueux plus ou moins longs.

G. — MODIFICATIONS PATHOLOGIQUES DE LA CELLULE HOSPITALIÈRE.

La présence du mycélium dans les tissus de la plante nourricière n'empêche pas les cellules de conserver leurs constituants à l'état normal pendant un temps plus ou moins long ; ceux-ci finissent cependant par dégénérer et disparaître aux endroits où le champignon fructifie.

Parfois, l'influence du parasite provoque une hyper-

trophie des tissus attaqués (*Ranunculus acris* parasité par *Urocystis Anemones*) par cloisonnement et grossissement des cellules. Le développement du champignon peut également comprimer de plus en plus le tissu hospitalier dont le contenu cellulaire dégénère (*Glyceria aquatica* parasité par *Ustilago longissima*).

L'irritation parasitaire peut, comme l'a montré VUILLEMIN [116], amener le développement d'organes qui, sans cela, seraient restés à l'état rudimentaire ; c'est ainsi que, dans les fleurs femelles de *Lychnis dioica*, les étamines, sous l'influence de l'*Ustilago violacea*, se développent et mettent en liberté les spores du champignon, comme elles le feraient pour de véritables grains de pollen ; par contre, l'ovaire reste atrophié ; il y a castration sous l'action du parasitisme.

Rappelons tout d'abord la structure normale du noyau des plantes hospitalières. Le nucléoplasme est plus ou moins dense, homogène ou avec des nodules chromatiques (*Glyceria aquatica*), et entouré d'une membrane nucléaire à contour régulier. Le noyau renferme aussi en général un ou plusieurs nucléoles très chromophiles.

Généralement, l'altération du noyau est caractérisée par une diminution graduelle de chromophilie et de volume, par la disparition des nucléoles et de la membrane nucléaire, par la déformation de la masse nucléoplasmique qui disparaît finalement. Parfois, on constate dans les noyaux en dégénérescence, la formation d'accumulations chromatiques irrégulières, surtout chez les Caryophyllées et chez *Glyceria aquatica*, qui remplissent toute la cavité nucléaire, le noyau est transformé en une seule masse chromatique sans structure. Parfois, les noyaux peuvent être écrasés par le champignon. Les débris finissent par disparaître.

Sous l'influence du parasite, les plastes diminuent de colorabilité et de volume, et finissent par disparaître. Parfois, ils se flétrissent et disparaissent. Les chloroplastes

peuvent se transformer d'abord en amyloplastes avant de dégénérer définitivement (*Ranunculus acris* parasité par *Urocystis Anemones* et *Dahlia* parasité par *Entyloma Dahliae*).

Les cytosomes, qui sont en forme de granules sphériques ou en petits bâtonnets, dégènèrent en diminuant de taille et en perdant leur colorabilité ; ils disparaissent finalement.

Le cytoplasme des cellules altérées disparaît graduellement ; parfois, il se contracte d'abord irrégulièrement vers le centre de la cellule ; il peut former des accumulations chromatiques englobant tous les éléments cytoplasmiques (Caryophyllées) ; elles se réduisent et disparaissent parmi les éléments du parasite.

Les débris de la membrane cellulaire disparaissent généralement sans transformation. Quelquefois, la membrane des cellules des tissus parasités s'épaissit considérablement et devient gélatineuse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ANDERSON (P. J.). — Development and pathogenesis of the onion smut fungus (*Mass. Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.*, IV, p. 99-133, 1921).
2. ARLAND (A.). — Der Haferflugbrand, *Ustilago Avenae* (Pers.) Jens. Biologische Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung der Infektion und Auffälligkeitstrage (*Bot. Archiv.*, VII, p. 70-111, 1924).
3. BAUCH (R.). — Ueber Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea* (*Biol. Zentralbl.*, XLII, p. 9-38, 1922).
4. — Ueber *Ustilago longissima* und ihre Var. *macrospora* (*Zeitschr. f. Bot.*, XV, p. 241-280, 1923).
5. — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexualphysiologie der *Ustilago bromivora* und *U. grandis* (*Ibid.*, XVII, p. 129-177, 1925).
6. — Rassenunterschiede und sekundäre Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand (*Biol. Zentralbl.*, XLVII, p. 370-383, 1927).
7. — Multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima* (*Arch. f. Protistenkunde*, LXX, p. 417-466, 1930).
8. — Ueber die genetischen Grundlagen von Zwitterigkeit und neutralene Verhalten bei Brandpilzen (*Planta*, XVII, p. 612-640, 1932).
9. — Die Sexualität von *Ustilago Scorzoneræ* und *U. Zeæ* (*Phytopath. Zeitschr.*, V, p. 315-321, 1932).
10. BENSAUDE (M.). — Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèse Paris, 1918.
11. BLIZZARD (A. W.). — The nuclear phenomena and life history of *Ustilago Cepulæ* (*Bull. Torrey Bot. Club*, LIII, p. 77-117, 1926).
12. BOSS (G.). — Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen (*Planta*, III, p. 597-627, 1927).
13. BREFELD (O.). — Botanische Untersuchungen über Hefenpilze. Leipzig, 1883.
14. — Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. V, Brandpilze. I, 1883 ; XI, XII, Brandpilze III, 1895.
15. — VIII, Basidiomyceten, III, 1889.
16. BREFELD (O.) und FALCK (R.). — Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. XIII, Brandpilze IV (Hemibasidii), 1905.
17. BROILI (J.) und SCHIKORRA (W.). — Beiträge zur Biologie des Gerstenflugbrandes (*Ustilago Hordei-nuda* Jens.) (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, XXXI, p. 336-339, 1913).

18. BUCHHEIM (A.). — Einfluss von *Ustilago Panici-miliacei* auf Entwicklung und Wachstum der Wirtspflanze (*Zeitschr. f. Bot.*, XXIII, p. 245-250, 1930).
19. CHAMBERLAIN (C. J.). — Methods in plant histology. Chicago, 1928.
20. CHOW (C. H.). — Contribution à l'étude du développement des Coprins. Thèse Paris (*Le Botaniste*, XXVI, 1934).
21. CHRISTENSEN (J. J.). — Studies on the genetics of *Ustilago Zeae* (*Phytopath. Zeitschr.*, IV, p. 129-188, 1931).
22. CLINTON (G. P.). — North American Ustilagineae (*Proc. Boston Soc. of Natur. Hist.*, p. 329-529, 1904).
- 22 bis. — The Smuts of Illinois' Agricultural plants (*Bull. Ill. Agr. Exp. Sta.*, LVII, p. 289-360, 1900).
23. CRAIGIE (J. H.). — An experimental investigation of sex in the rust fungi (*Phytopathology*, XXI, 1931).
24. DANGEARD (P. A.). — Sur une Ustilaginée parasite des *Glaucium* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 2^e série, XIII, p. 71-72, 1891).
25. — La reproduction sexuelle des Ustilaginées (*C. R. Acad. Sci.*, n° 15, 9 oct., 1893).
26. — Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons (*Le Botaniste*, III, p. 221-286, 1893).
27. — La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii* Dang. (*Ibid.*, IV, p. 12-17, 1895).
28. — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Ibid.*, IV, p. 21-87, 1895).
29. — Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Ibid.*, IV, p. 119-181, 1895).
30. — La reproduction des champignons, étude critique (*Ibid.*, VII, p. 89-130, 1900).
31. — La métachromatine chez les algues et les champignons (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXIII, p. 95-100, 1916).
32. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (*C. R. Acad. Sci.*, CLXIX, p. 1005-1010, 1919).
33. — Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des champignons (*Le Botaniste*, XXII, p. 325-490, 1931).
- 33 bis. DANGEARD (P.-A) et SAPPIN-THOUFFY. — Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (*C. R. Acad. Sci.*, p. 267-269, 1893).
34. DANGEARD (Pierre). — Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les végétaux). Thèse Paris (*Ibid.*, XV, 1923).
- 34 bis. — Sur l'origine des vacuoles (*Le Botaniste*, XVIII, p. 245-264, 1927).
35. DASTUR (J. F.). — Cytology of *Tilletia Tritici* (Bjerk.). Wint. (*Ann. of Bot.*, XXXV, p. 399-407, 1921).
36. DAVIS (W. H.). — Life history of *Ustilago striaeformis* (West.) Nicssl. which causes a leaf smut in timothy (*Journ. Agric. Res.*, XXXII, p. 69-76, 1926).
37. DE BARY (A.). — Untersuchungen über die Brandpilze. Berlin, 1853.
38. DICKINSON (S.). — Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi (*Proc. Roy. Soc. London B*, CI, p. 126-135, 1927 ; CII, p. 174-176, 1927 ; CIII, p. 547-555, 1928 ; CVIII, p. 395-423, 1931).

39. DOP (P.) et GAUTIE (A.). — Manuel de technique botanique. Paris, 1928.
40. DUFRÉNOY (J.). — Modifications des mitochondries et des plastides dans les cellules de feuilles de Haricots affectées de mosaïque (*C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, p. 373-374, 1928).
41. — Réaction de cellules à la pénétration de suçoirs (*Phytopath. Zeitschr.*, I, p. 527-531, 1929).
42. — Les modifications pathologiques de la structure des cellules végétales (*Ann. Institut National Agronomique*, XXIII, 1930).
43. EDDINS (A. H.). — Pathogenicity of multispored and monospored cultures of *Ustilago Zeae* (Beckm.) Ung. (abs. in *Phytopathology*, XIX, p. 91, 1929).
44. — Pathogenicity and cultural behavior of *Ustilago Zeae* (Beckm.) Ung. from different localities (*Ibid.*, XIX, p. 885-916, 1929).
45. EFTIMU (P.). — Contribution à l'étude des Exoascées. Thèse Paris (*Le Botaniste*, XVIII, p. 1-154, 1927).
46. ERIKSSON (J.). — Les maladies cryptogamiques des plantes agricoles et leur traitement. Paris, 1914.
47. EVANS (R. I.). — Cytological studies on the parasitic relationship of *Urocystis Cepulae* to the onion (*Amer. Journ. Bot.*, XX, p. 255-268, 1933).
48. FEDERLY (H.). — Die copulation der conidien bei *Ustilago Tragopogi pratensis* Pers. (*Öfversigt Finska Veter. Soc. Förhandlingar*, XLV, p. 1-23, 1904).
49. FEISTRITZEN (W.). — Merkmale zum Erkennen flugbrandkranker Pflanzen bei Winter und Sommergerste vor dem Ährenschieben (*Pflanzenbau, Pflanzenschutz und Pflanzenzucht*, VIII, p. 16-17, 1931).
50. FEUCHT (W.). — Morphologische Abweichungen an *Bromus erectus*, verursacht durch *Ustilago hypodytes* (*Angew. Bot.*, XII, p. 1-16, 1930).
51. FISCH (C.). — Ueber das Verhalten der Zellkerne in fusionierenden Pilzzellen (*Bot. Zentralb.*, XXIV, p. 221-222, 1885).
52. FLEROFF (B. K.). — Sur la formation des chlamydospores et la nutrition azotée d'*Ustilago Hordei* (*Journ. Soc. Bot. Rus.*, IV, p. 41-51, 1919).
53. — Sur la cytologie de l'*Ustilago Avenae* Pers. d'après des cultures *in vitro* (*Trav. de la section de Mycol. et de Phytopath. de la Soc. Bot. Rus.*, t. I, *Trav. de la Divis. de Moscow*, p. 24-26, 1923).
54. FLOR (H. H.). — Indications of heterothallism in *Tilletia Tritici* (*Phytopathology*, XXI, p. 107, 1931).
55. — Heterothallism and hybridization in *Tilletia Tritici* and *T. levis* (*Journ. Agric. Res.*, XLIV, p. 49-58, 1932).
56. GAGE (G. R.). — Studies of the life history of *Ustilago Avenae* (Pers.) Jens. and of *U. levis* (Kell. and Sw.) Magn. (*Cornell Agric. Exp. Stat. Mem.*, CIX, p. 3-35, 1927).
57. GAUMANN (E. A.) and DODGE (C. W.). — Comparative morphology of fungi. New-York, 1928.
58. GRIFFITHS (M. A.). — Experiments with flag smut of wheat and the causal fungus, *Urocystis Tritici* (*Journ. Agric. Res.*, XXVII, p. 425-449, 1924).

59. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — *Traité de cytologie végétale*. Paris, 1933.
60. HAHNE (J.). — Untersuchungen über die Keimungsbedingungen von *Tilletia* sporen (Kühn. *Arch. arb. Landw. Inst. Univ. Hall.*, IX, p. 157, 1925).
61. HANNA (W. F.). — Studies in the physiology and cytology of *Ustilago Zeae* and *Sorosporium Reilianum* (*Phytopathology*, XIX, p. 415-442, 1929).
62. HANNA (W. F.) and POPP (W.). — Relationship of the oat smuts (*Nature*, CXXVI, p. 843-844, 1930).
63. HARPER (R. A.). — Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts (*Trans. Wisconsin Acad. Sci. Ar. Lett.*, XII, p. 475-498, 1899).
64. HERBERTS (J.). — Present evolutionary tendencies and the origine of life cycles in the Uredinales (*Mem. Torrey Bot. Club*, XVIII, p. 1-108, 1931).
65. HOLTON (C. S.). — Hybridization and segregation in the oat smuts (*Phytopathology*, XXI, p. 835-842, 1931).
66. — Studies in the genetics and cytology of *Ustilago Avenae* and *U. levis* (*Minnesota Agric. Stat. Tech. Bull.*, LXXXVII, 1932).
67. HÜTTIG (W.). — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Keimung und Geschlechtsverteilung bei Brandpilzen (*Zeitschr. f. Bot.*, XXIV, p. 530-577, 1931).
68. — Ueber physicalische und chemische Beeinflussungen des Zeitpunktes der Chromosomenreduktion bei Brandenpilzen (*Zeitschr. f. Bot.*, XXVI, p. 1-26, 1933).
69. JONES (E.). — Influence of temperature, moisture, and oxygen on spore germination of *Ustilago Avenae* (*Journ. Agric. Res.*, XXIV, p. 577-596, 1923).
70. KHARBUSH (S. S.). — Contribution à l'étude des phénomènes sexuels chez les Ustilaginées (*Ann. Sci. Nat. Bot.*, série 10, IX, p. 285-297, 1927).
71. — Recherches histologiques sur les Ustilaginées (*Rev. Path. Vég. et Ent. Agric.*, XV, p. 48-56, 1928).
72. KNIEF (H.). — Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea* Pers.). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem (*Zeitschr. f. Bot.*, XI, p. 257-284, 1919).
73. — Ueber *Urocystis Anemones* (Pers.) Wint. (*Zeitschr. f. Bot.*, XIII, p. 289-311, 1921).
74. — Die Sexualität der niederen Pflanzen. Iena, 1928.
75. KNOWLES (E. L.). — A study of the abnormal structures induced by *Ustilago Zeae-Mays* (*Journ. Myc.*, V, p. 14-18, 1889).
76. LANGERON (M.). — Précis de microscopie. Paris, 1925.
77. KOLK (L. A.). — Relation of host and pathogen in the oat smut, *Ustilago Avenae* (*Bull. Torrey Bot. Club*, LVII, p. 443-507, 1930).
78. KÜHN (J.). — Die Krankheiten der Kultrugewächse, ihre Ursache und ihre Verhütung. Berlin, 1859.

79. LUTMAN (B. F.). — Some contributions to the life history and cytology of the smuts (*Trans. Wisconsin Acad. Sci. Ar. Lett.*, XVI, p. 1191-1244, 1910).
80. MACRE (N. A.). — Preliminary report on studies of loose smut of barley (*Proc. Canadian Phytopath. Soc.*, p. 44-47, 1929).
81. MAIRE (R.). — Note sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies-levures chez l'*Ustilago Maydis* (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XIV, p. 161-173, 1898).
82. MOORE (M. B.). — The genetics of *Ustilago Zeae* (abs. in *Phytopathology*, XXII, p. 20, 1932).
83. MOREAU (F.). — Sur le chondriome d'une Ustilaginée, *Entyloma Ranunculi* (*C. R. Soc. Biol.*, p. 538-539, 1914).
84. MOREAU (Mme F.). — Les mitochondries chez les Urédinées (*Ibid.*, p. 421-422, 1914).
85. NOBLE (R. J.). — Studies on the parasitism of *Urocystis Tritici* Körn., the organism causing flag smut of wheat (*Journ. Agric. Res.*, XXVII, p. 451-489, 1924).
86. OSBORN (T. G. B.). — A note on the pathological morphology of *Cintractia spinificis* (Ludw.) McAlp. (*Trans. Roy. Soc. S. Australia*, XLVI, p. 1-5, 1922).
87. OSNER (G. A.). — Leaf smut of timothy (*Cornell Agric. Exp. Stat. Bull.*, CCCLXXXI, p. 189-230, 1916).
88. PAPE (H.). — Ein neuer, auf Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis* L.) schmarotzender Brandpilz (*Urocystis Galantii* n. sp.) (*Arb. Biol. Reichs. f. Land-u. Forstwirtsch.*, XI, p. 331-336, 1923).
89. PARAVICINI (E.). — Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei Fortpflanzung der Brandpilze (*Ann. Myc.*, XV, p. 57-96, 1917).
90. PRILLIEUX (E.). — Quelques observations sur la formation et la germination des spores des *Urocystis* (*Ann. Sci. Nat. Bot.*, série 4, X, 1880).
91. PY (G.). — Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores et en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du protoplasme. Thèse Paris (*Rev. Gén. Bot.*, 1932).
92. RAWITSCHER (F.). — Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen I (*Zeitschr. f. Bot.*, IV, p. 673-706, 1912).
93. — Zur Sexualität der Brandpilze, *Tilletia Tritici* (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, XXXII, p. 310-314, 1914).
94. — Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen II (*Zeitschr. f. Bot.*, XIV, p. 273-296, 1922).
95. RICE (M. A.). — The haustoria of certain rusts and the relation between host and pathogene (*Bull. Torrey Bot. Club*, LIV, p. 63-153, 1927).
96. RODENHISER (H. A.). — Heterothallism and hybridization in *Sphacelotheca Sorghi* et *S. cruenta* (*Journ. Agric. Res.*, XLV, p. 287-296, 1932).
97. RUMP (L.). — Studien über den Gerstenhartbrand (*Ustilago Hordei* Kell. u. Sw.) (*Forsch. auf dem Gebiet der Pflanzenkr. u. der Immun. in Pflanzenr.*, II, p. 21-76, 1926).
98. SACCARDO (P. A.). — Sylloge Fungorum. Padova.

99. SAMPSON (K.). — The biology of oat smuts. I. Viability of the chlamydo-spores (*Ann. Appl. Biol.*, XV, p. 586-612, 1928).
100. SAPPIN-THOUFFY. — Recherches histologiques sur la famille des Urédinées Thèse (*Le Botaniste*, V, p. 59-244, 1896).
101. SARTORIS (G.B.). — Studies in the life history and physiology of certain smuts (*Amer. Journ. Bot.*, XI, p. 617-647, 1924).
102. SCHAFFNIT (E.). — Zur Physiologie von *Ustilago Hordei* Kell. u. Sw. (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, XLIV, p. 151-156, 1926).
103. SCHMITZ (F.). — Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten (*Verh. Natur. Vereins d. preuss. Rheinl. u. Westf.*, p. 345, 179).
104. SEYFERT (R.). — Ueber Schnallenbildung im Paarkernmyzel der Brandpilze (*Zeitschr. f. Bot.*, XIX, p. 577-601, 1927).
105. SHARP (L. W.). — An introduction to cytology. New-York, 1926.
106. SHELLENBERG (H. C.). — Die Brandpilze der Schweiz. Bern., 1911.
107. SLEUMER (H. O.). — Ueber Sexualität und Zytologie von *Ustilago Zeae* (Beckm.) Ung. (*Zeitschr. f. Bot.*, XXV, p. 209-264, 1932).
108. STAKMAN (E. C.) and CHRISTENSEN (J. J.). — Heterothallism in *Ustilago Zeae* (*Phytopathology*, XVII, p. 827-834, 1927).
109. STAKMAN (E. C.), CHRISTENSEN (J. J.), EIDE (C. J.), and PETURSON (B.). — Mutation and hybridization in *Ustilago Zeae* (*Minnesota Agric. Exp. Stat. Tech. Bull.*, LXV, 1929).
110. SYKES (M. G.). — Note on the nuclei of some unisexual plants (*Ann. of Bot.*, XXIII, p. 341, 1909).
111. TULASNE (L. et Ch.). — Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées (*Ann. Sci. Nat. Bot.*, série 3, VII, 1847).
112. — Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées (*Ibid.*, série 4, II, 1854).
113. VALETTE (G.). — Reproduction et sexualité chez les Ustilaginées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXVIII, p. 13, 1931).
114. VAN TIEGHEM. — Nouvelles observations sur le développement du fruit et la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes (*Ibid.*, XXIII, p. 99, 1876).
115. VON WALDHEIM (Fischer). — Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, VII, p. 61-145, 1869).
116. VUILLEMIN. — Sur les effets du parasitisme de l'*Ustilago antherarum* (*C. R. Acad. Sci.*, 1891).
117. WANG (D. T.). — Observations cytologiques sur l'*Ustilago Hordei* (Pers.) Kell. et Sw. (*C. R. Acad. Sci.*, CXCIV, p. 1041-1044, 1932).
118. — Quelques observations sur l'*Ustilago violacea* (Pers.) Fuckel. (*Ibid.*, CXCIV, p. 1417-1418, 1932).
119. WERTH (E.). — Zur Biologie des Antherenbrandes (*Arb. aus d. kaiserl. Biol. Aust. f. Land u. Forstwirtschaft.*, VIII, 1911).
120. WHITEHEAD (T.). — On the life history and morphology of *Urocystis Cepulae* (*Trans. Brit. Myc. Soc.*, VII, p. 65-71, 1921).
121. WOLF (R.). — Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Der Roggenstengelbrand, *Urocystis occulta* Rabh. (*Bot. Zeitung*, XXXI, p. 657-661, 689-694, 1873).

122. WOOLMAN (H. M.). — Cytological studies on the infection of wheat seedlings by *Tilletia Tritici* (Bjerk.) Wint. (abs. in *Phytopathology*, XIII, p. 36, 1923).
123. — Infection phenomena and host reactions caused by *Tilletia Tritici* in susceptible and non-susceptible varieties of wheat (*Ibid.*, XX, p. 637-652, 1930).
124. WOOLMAN (H. M.) and HUMPHREY (H.). — Studies in the physiology and control of bunt or stinking smut of wheat (*U. S. Dept. Agric. Bull.*, 1924).
125. ZADE (A.). — Experimentelle Untersuchungen über die Infektion des Hafers durch Haferflugbrand, *Ustilago Avenae* (Pers.) Jens. (*Fühling's Landw. Zeit.*, LXXI, p. 393-406, 1922).
126. — Neuere Untersuchungen über die Lebensweise und Bekämpfung des Haferflugbrandes, *Ustilago Avenae* (Pers.) Jens. (*Angew. Bot.*, VI, p. 113-125, 1924).
-

PLANCHE XLIII

Ustilago Avenae.

- Fig. 1. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 2-3. — Stades de la première mitose dans la spore.
Fig. 4. — Première mitose dans le tube promycélien.
Fig. 5-7. — Stades du développement du promycélium.
Fig. 8. — Anastomose entre deux articles promycéliens binucléés.
Fig. 9. — Promycélium à deux articles binucléés et deux articles sans noyau.
Fig. 10-11. — Germinations à deux tubes promycéliens.
Fig. 12-14. — Anastomoses entre cellules promycéliennes voisines.
Fig. 15. — Production de sporidies primaires.
Fig. 16. — Anastomose entre une cellule promycélienne et une sporidie.
Fig. 17-18. — Anastomoses entre deux cellules appartenant à deux promycéliums différents.
Fig. 19. — Anastomose entre deux sporidies et bourgeonnement d'une sporidie.
Fig. 20. — Germination d'une sporidie.
Fig. 21. — Filament mycélien en culture artificielle.
Fig. 22-23. — Mitoses dans les filaments mycéliens.
Fig. 24-29. — Stades de la formation de spore en culture artificielle.

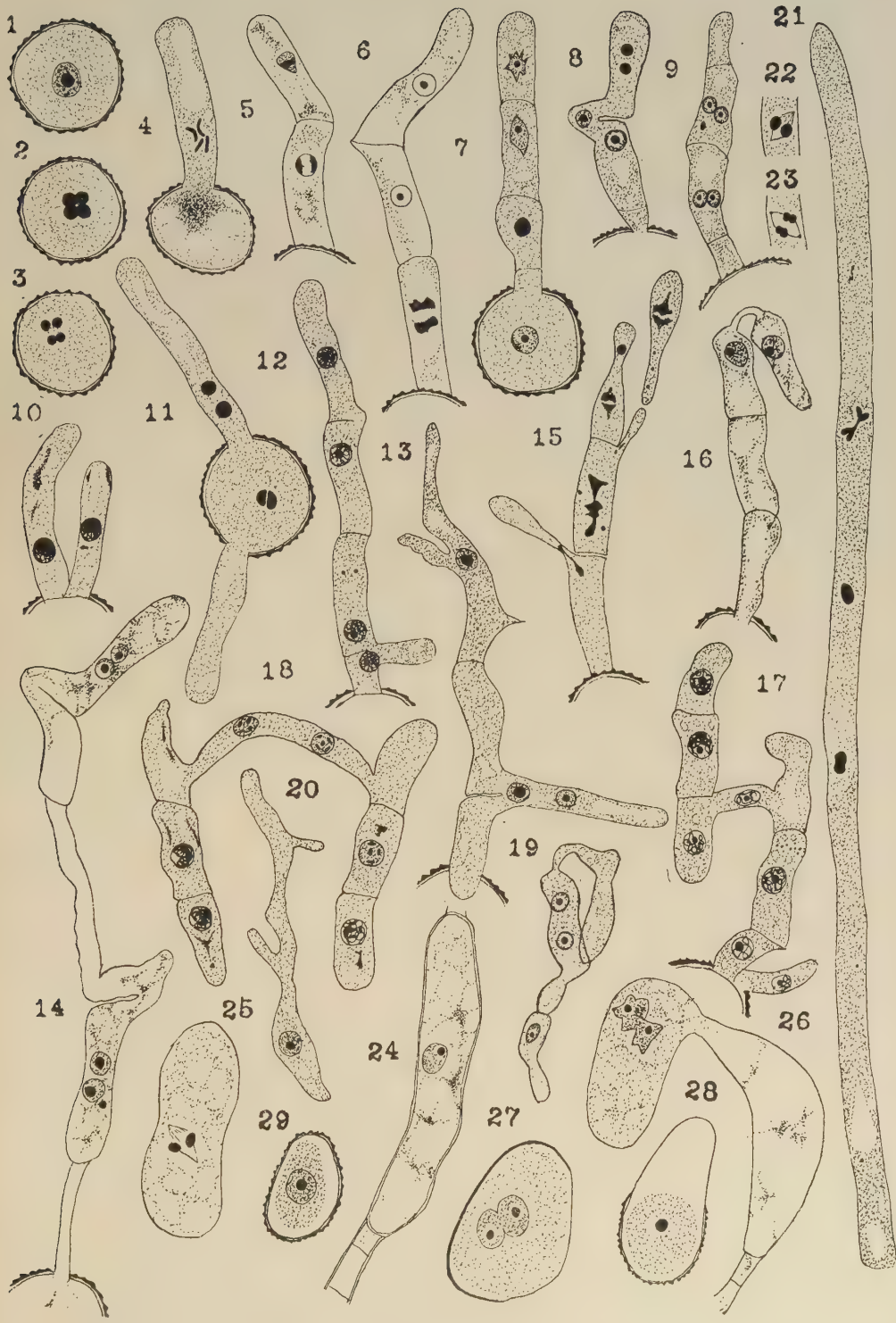


PLANCHE XLIV

Ustilago Avenae

- Fig. 1. — Long filament mycélien plurinucléé dans une cellule d'un jeune faisceau de la feuille d'une plantule d'Avoine infectée artificiellement.
- Fig. 2. — Même matériel fixé au Regaud.
- Fig. 3. — Filaments mycéliens dans le tissu parenchymatique de la feuille d'une plantule d'Avoine.
- Fig. 4-9. — Divers stades du parasite dans l'ovaire et la formation de spores.



PLANCHE XLV

Ustilago levis, fig. 1-18 et *Ustilago nuda*, fig. 19-34.

- Fig. 1. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 2-3. — Stades de la première mitose dans la spore.
Fig. 4-5. — Jeunes tubes promycéliens.
Fig. 6-8. — Promycéliums adultes portant des sporidies ou des tubes d'anastomose.
Fig. 9. — Anastomose entre deux sporidies.
Fig. 10-11. — Bourgeonnements de sporidies.
Fig. 12. — Germination d'une sporidie.
Fig. 13. — Filament mycélien en culture artificielle.
Fig. 14-18. — Stades de la formation de spore en culture.
Fig. 19. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 20. — Spore avec noyau double au stade de spirème.
Fig. 21. — Première mitose dans le tube promycélien.
Fig. 22-23. — Jeunes promycéliums.
Fig. 24. — Promycélium en deux rameaux.
Fig. 25. — Anastomoses entre cellules promycéliennes.
Fig. 26. — Promycélium ramifié et produisant des sporidies secondaires.
Fig. 27. — Segment mycélien détaché et produisant des sporidies.
Fig. 28. — Filament mycélien.
Fig. 29. — Mitose dans un filament mycélien.
Fig. 30-34. — Stades de la formation de spore en culture.



PLANCHE XLVI

Ustilago nuda.

- Fig. 1-6. — Mycélium et suçoirs dans les tissus de l'ovaire de l'Orge.
Fig. 7. — Même matériel fixé au Regaud.
Fig. 8-10. — Stades de la formation de spores dans l'ovaire.



PLANCHE XLVII

Ustilago Hordei, fig. 1-24 et *Ustilago violacea*, fig. 25-42.

- Fig. 1. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 2-6. — Première mitose dans la spore.
Fig. 7. — Première mitose dans le tube promycélien.
Fig. 8-10. — Promycéliums adultes produisant des sporidies.
Fig. 11. — Promycélium présentant une sporidie et trois anastomoses.
Fig. 12. — Promycélium à deux tubes d'anastomose.
Fig. 13. — Mitose dans une sporidie.
Fig. 14. — Bourgeonnement d'une sporidie.
Fig. 15-16. — Anastomoses entre deux sporidies.
Fig. 17. — Germination d'une sporidie.
Fig. 18. — Filament mycélien en culture artificielle.
Fig. 19-24. — Stades de la formation de spore en culture.
Fig. 25. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 26-30. — Première mitose dans la spore.
Fig. 31-32. — Deuxième mitose.
Fig. 33. — Une spore à deux tubes promycéliens.
Fig. 34. — Mitose dans la spore après la mise en liberté d'un promycélium précédent.
Fig. 35-36. — Promycéliums produisant des sporidies.
Fig. 37-38. — Sporidies montrant une mitose.
Fig. 39. — Bourgeonnement d'une sporidie avec division nucléaire.
Fig. 40. — Anastomose entre deux sporidies.
Fig. 41. — Anastomose entre une sporidie et une cellule promycélienne.
Fig. 42. — Anastomose entre deux cellules promycéliennes appartenant à deux promycéliums différents.

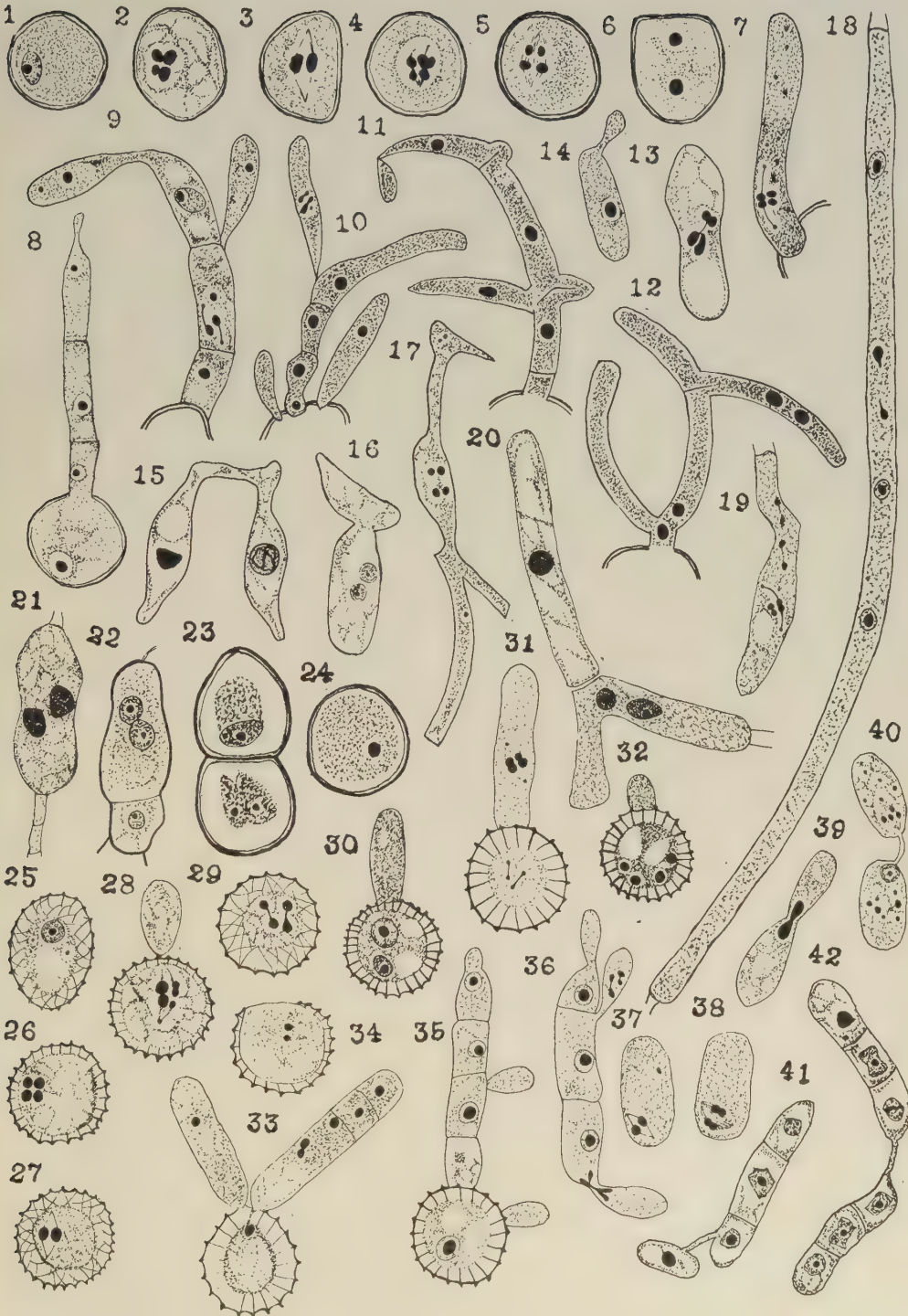


PLANCHE XLVIII

Ustilago violacea.

Fig. 1. — Mycélium intercellulaire dans la paroi de l'ovaire de *Dianthus monspessulanus*.

Fig. 2. — Mycélium intercellulaire dans l'ovule de *D. monspessulanus*.

Fig. 3-6. — Développement de suçoirs dans la paroi de l'ovaire de *D. monspessulanus*.

Fig. 7-8. — Suçoirs dans la paroi de l'ovaire de *Silene inflata*.

Fig. 9. — Très jeune anthère de *Dianthus Carthusianorum* parasité ; E, épiderme.

Fig. 10. — Très jeune anthère de *D. monspessulanus* parasité ; E, épiderme.

Fig. 11-12. — Stades plus avancés du même matériel que le précédent ; E. épiderme.

Fig. 13. — Quelques stades de la formation de spores.

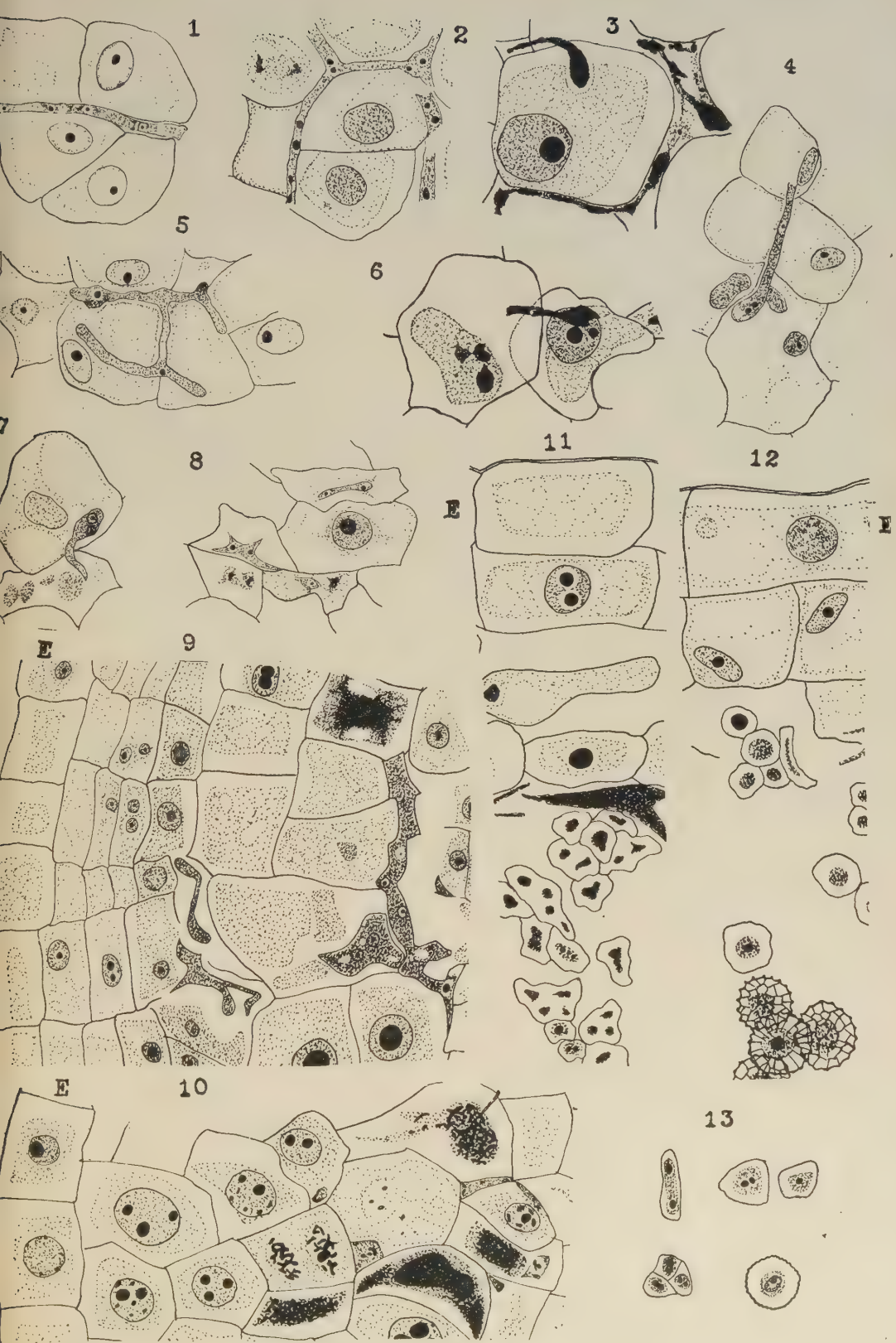


PLANCHE II

Ustilago longissima.

Fig. 1. — Schéma d'une coupe transversale de la feuille de *Glyceria aquatica* montrant la sporulation du parasite localisée dans les tissus situés entre les faisceaux parallèles.

Fig. 2. — Pénétration du mycélium dans une cellule d'une très jeune feuille de *Glyceria*.

Fig. 3-5. — Suçoirs dans la très jeune feuille.

Fig. 6-10. — Dégénérescence progressive des cellules hospitalières et formation de spores du parasite (fig. 10, Regaud).

Fig. 11. — Stades de la formation de spores.



PLANCHE L

Ustilago longissima, fig. 1-15, *Sphacelotheca Sorghi*,
fig. 16-30 et *S. cruenta*, fig. 31-42.

- Fig. 1. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 2-4. — Première division nucléaire dans la spore.
Fig. 5-10. — Développement du tube promycélien et production de sporidies.
Fig. 11. — Germination à deux tubes promycéliens.
Fig. 12-13. — Sporidies présentant une mitose.
Fig. 14. — Sporidie germée et reproduisant d'autres sporidies.
Fig. 15. — Filament mycélien pouvant également produire des sporidies.
Fig. 16. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 17. — Première mitose dans la spore.
Fig. 18. — Deuxième mitose d'un noyau-fils dans la spore.
Fig. 19. — Deux mitoses simultanées.
Fig. 20. — Noyau double ayant passé dans le tube promycélien.
Fig. 21. — Première mitose à l'entrée du tube promycélien.
Fig. 22. — Germination à plusieurs rameaux promycéliens.
Fig. 23. — Anastomose cellulaire et développement du promycélium en mycélium.
Fig. 24. — Anastomose entre deux sporidies.
Fig. 25-26. — Sporidies montrant une mitose.
Fig. 27. — Sporidie plurinucléée.
Fig. 28. — Germination d'une sporidie.
Fig. 29. — Filament mycélien.
Fig. 30. — Filament mycélien âgé de trois jours.
Fig. 31-33. — Première mitose dans la spore avant la germination.
Fig. 34-35. — Jeunes promycéliums.
Fig. 36. — Promycélium adulte portant des sporidies.
Fig. 37. — Anastomose entre deux cellules promycéliennes voisines.
Fig. 38. — Anastomose entre deux sporidies.
Fig. 39-40. — Développement de sporidies en mycélium.
Fig. 41. — Filament mycélien jeune.
Fig. 42. — Filament mycélien âgé de trois jours.

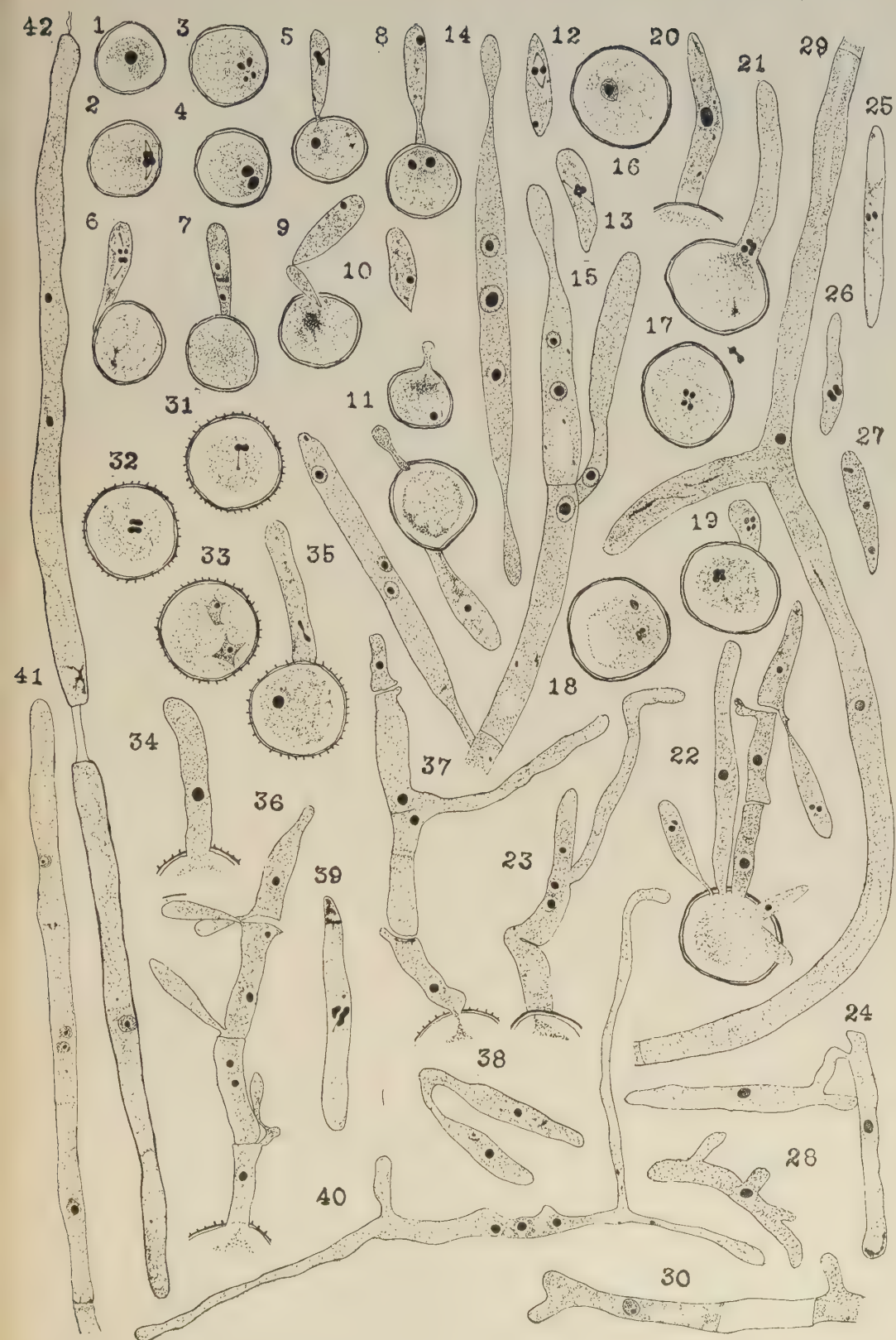


PLANCHE LI

Tilletia Tritici.

- Fig. 1. — Chlamydospore avec noyau double au repos.
Fig. 2-5. — Divisions nucléaires dans la spore avant la germination.
Fig. 6-8. — Stades de la première mitose dans le tube promycélien.
Fig. 9-10. — Tubes promycéliens.
Fig. 11-12. — Formation de protubérances au sommet du promycélium.
Fig. 13-15. — Développement des sporidies.

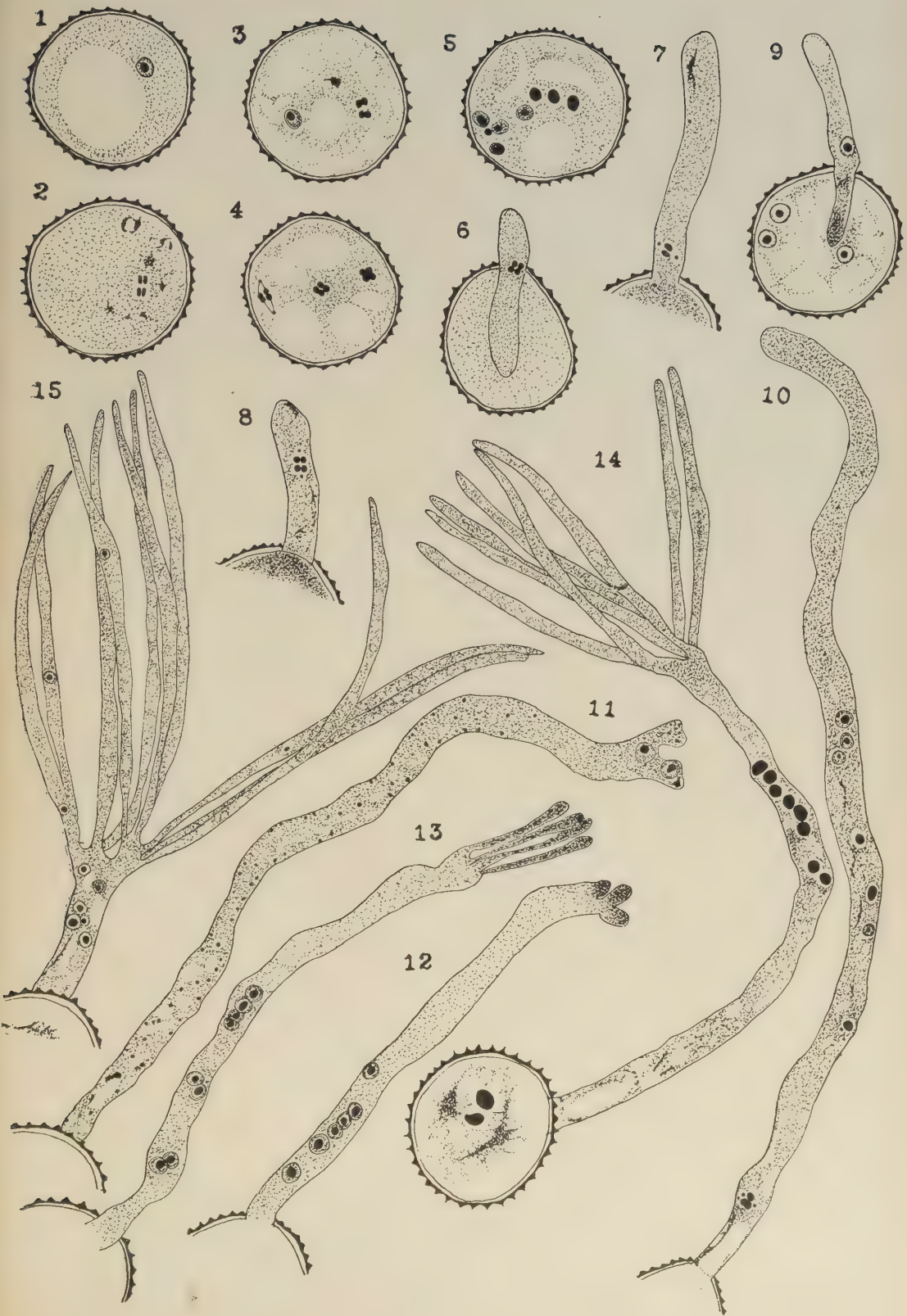


PLANCHE LII

Tilletia Tritici.

- Fig. 1. — Promycélium ramifié.
Fig. 2-4. — Anastomoses entre sporidies.
Fig. 5. — Germination d'une sporidie.
Fig. 6. — Production d'une sporidie secondaire par une sporidie primaire.
Fig. 7. — Anastomose entre sporidies secondaires.
Fig. 8. — Bourgeonnement d'une sporidie secondaire.
Fig. 9-11. — Stades de la formation de spores dans l'ovaire du Blé; C, centre de l'ovaire.

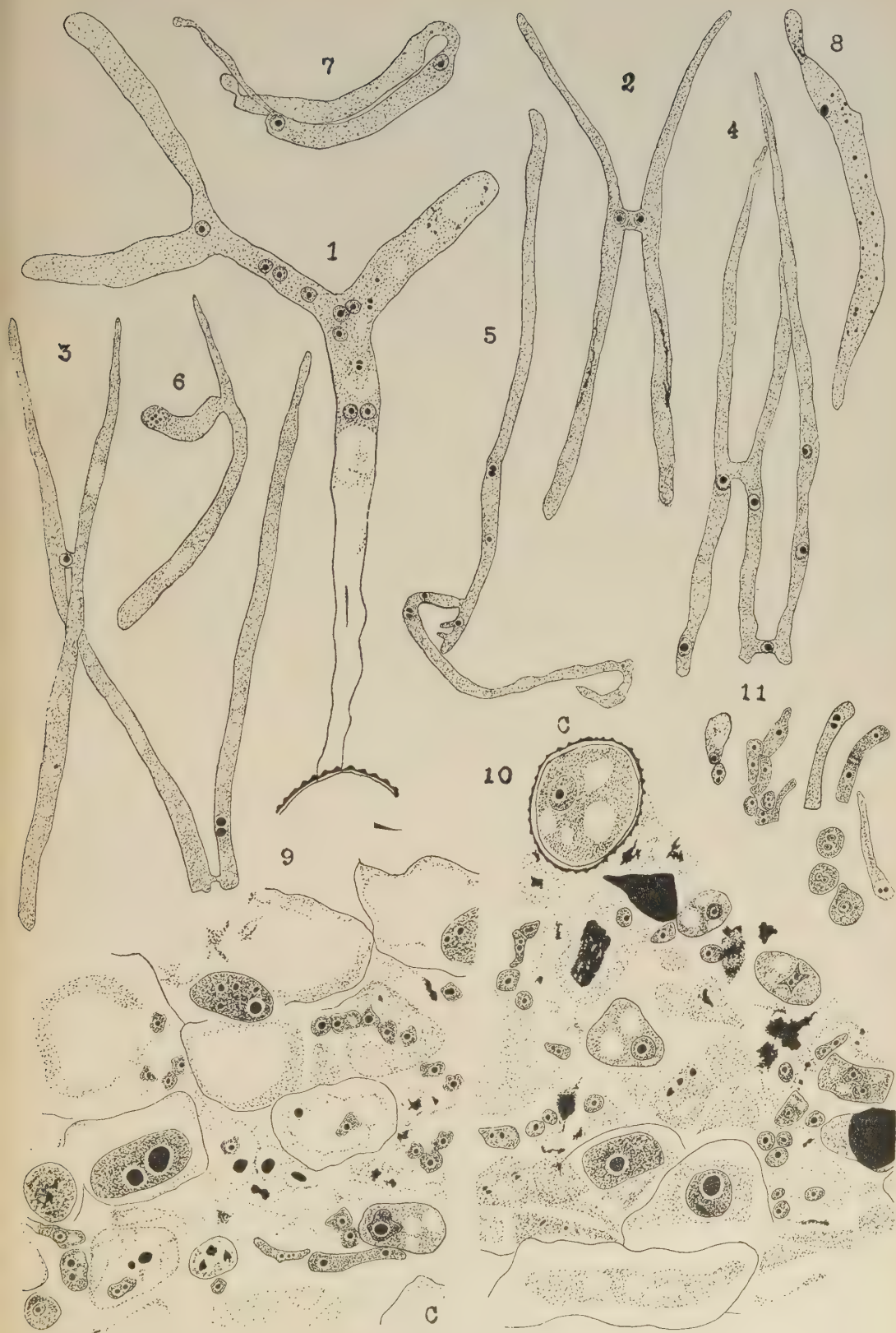
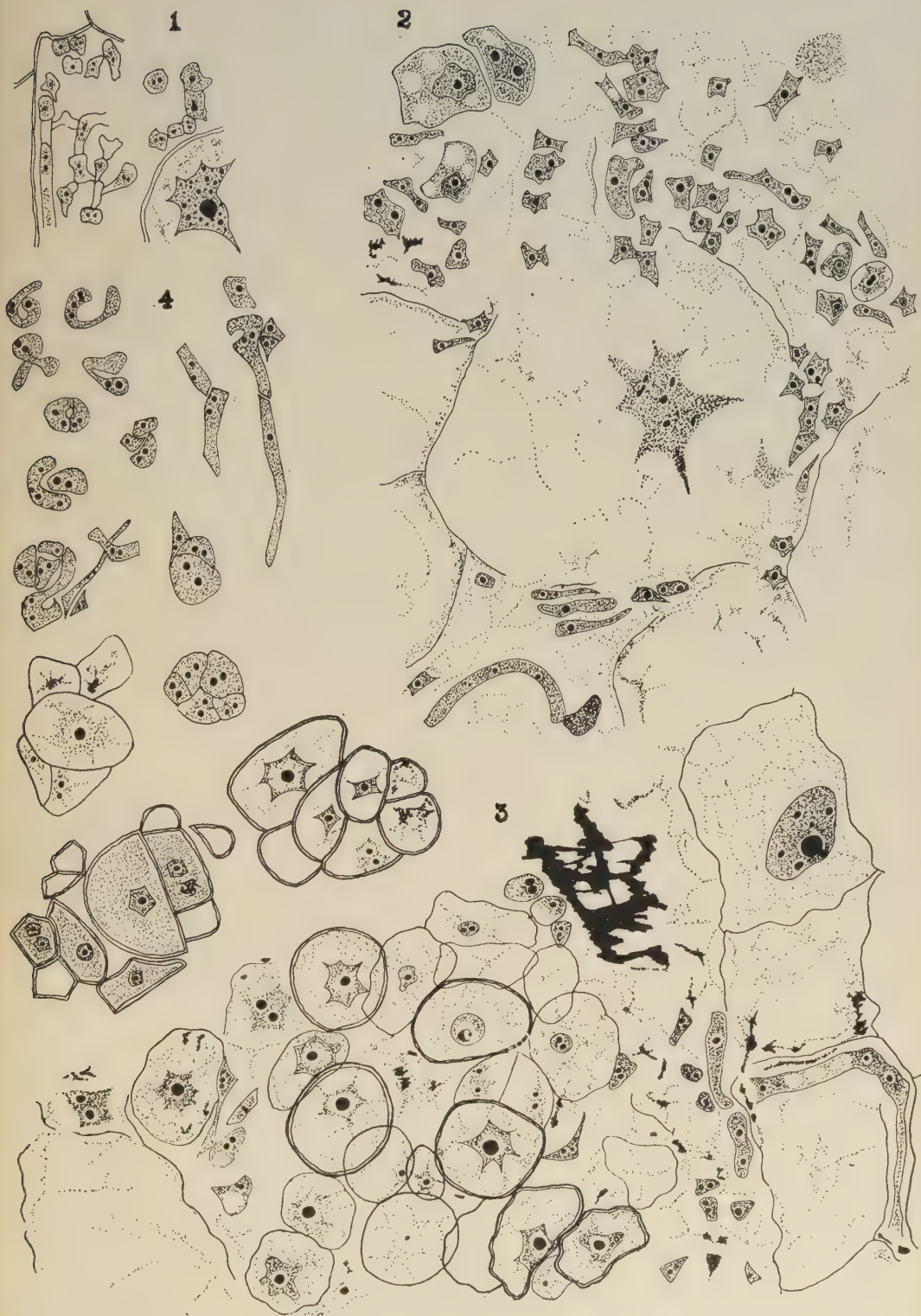


PLANCHE LIII

Urocystis Anemones.

Fig. 1-4. — Divers aspects de la formation de spores sur *Ranunculus acris*.



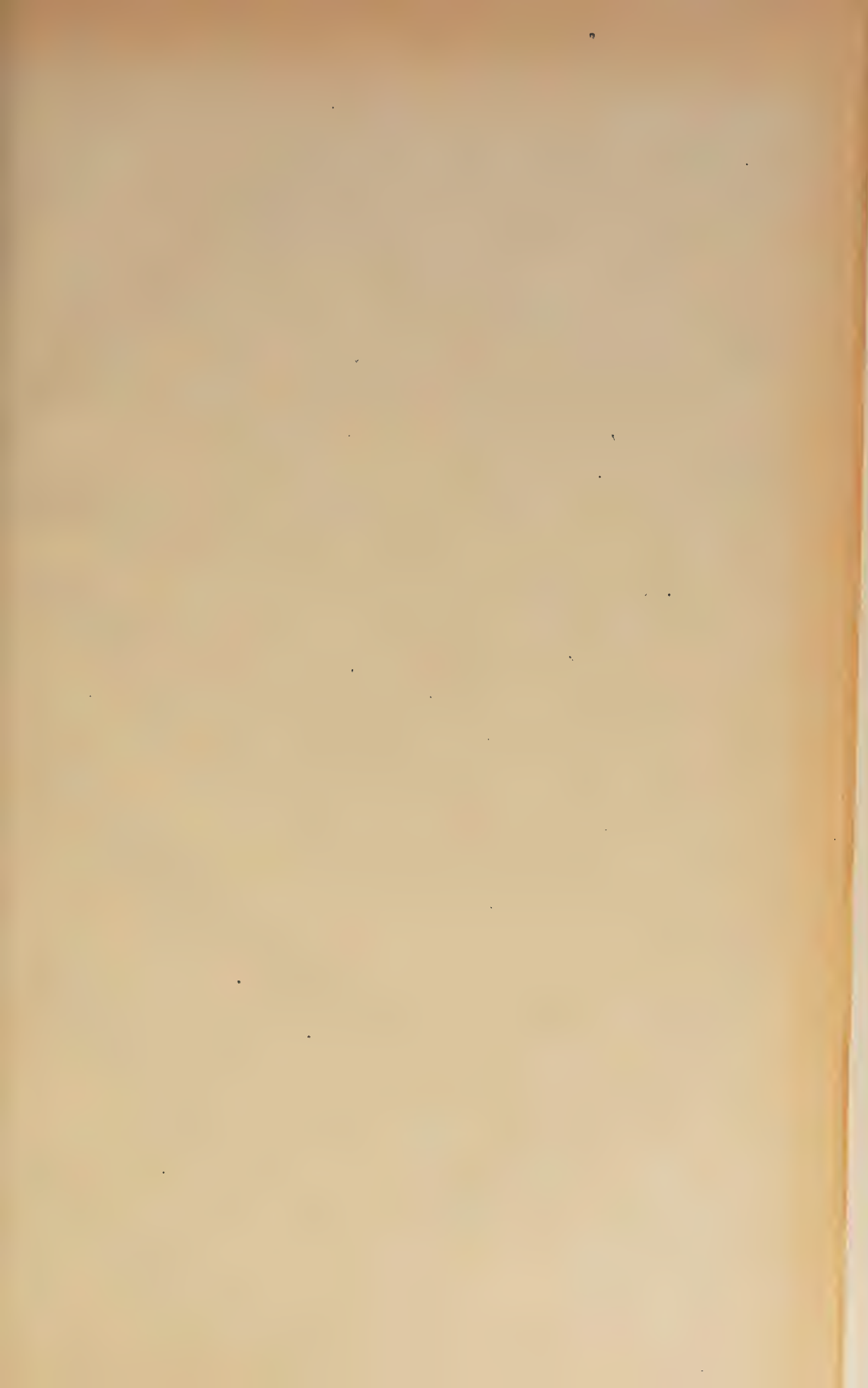


PLANCHE LIV

Urocystis Anemones, fig. 1-7 et *Entyloma Dahliae*, fig. 8-13.

- Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une tige de *Ranunculus* montrant les filaments mycéliens intercellulaires réunis en faisceau.
- Fig. 2. — Coupe d'une feuille montrant le mycélium intercellulaire et des suçoirs.
- Fig. 3. — Mycélium plurinucléé et intracellulaire.
- Fig. 4. — Cellule normale de la feuille, avec noyau, plastes et cytosomes (Regaud).
- Fig. 5. — Mycélium intercellulaire traité au Regaud, montrant les cytosomes sphériques du parasite. Les cellules hospitalières sont très écartées et leur membrane très épaissie.
- Fig. 6. — Développement d'un suçoir dans une cellule où les chloroplastes se sont transformés en amyloplastes (Regaud).
- Fig. 7. — Cytosomes dans les spores ; plastes et cytosomes en dégénérescence dans la cellule voisine ; membrane cellulaire très épaissie (Regaud).
- Fig. 8. — Mycélium intracellulaire uni- ou binucléé. Quelques chloroplastes se sont transformés en amyloplastes.
- Fig. 9-11. — Stades de la formation de spores dans la feuille de *Dahlia*.
- Fig. 12. — Cellule normale de la feuille de *Dahlia* (Regaud).
- Fig. 13. — Matériel traité au Regaud montrant les cytosomes sphériques et des endochromidies intravacuolaires du parasite. Les chloroplastes de la cellule hospitalière se sont transformés en amyloplastes.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

La feuille des Graminées.

Vu et approuvé :

Paris, le 1^{er} mai 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.



